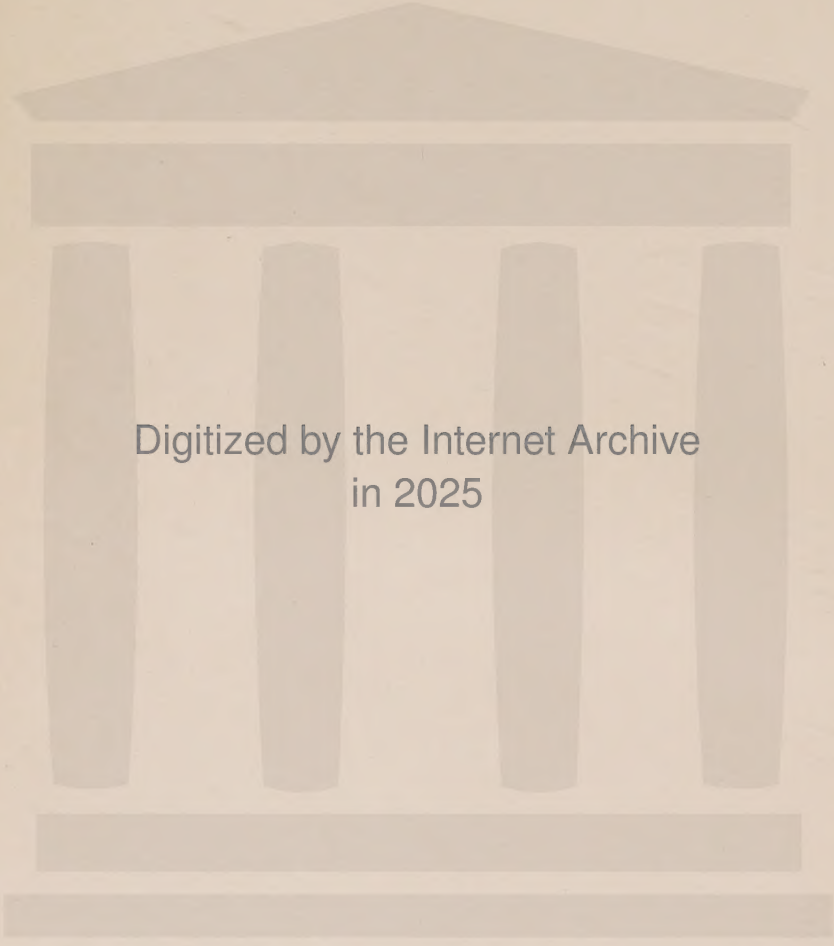

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/klassenundordnun0000erns

Dr. H. G. Bronns

Klassen und Ordnungen

des

TIER-REICHS

wissenschaftlich dargestellt

in Wort und Bild

FÜNFTER BAND

IV. ABTEILUNG BUCH 3: TARDIGRADA

Bearbeitet von

Ernst Marcus
Berlin

Mit 398 Abbildungen im Text und 1 Tafel

Leipzig
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
1929

UNIVERSITY OF ARIZONA
LIBRARY

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig

593
B86
Bd. 5
Abt. 4
Bnd 3

MEINER FRAU EVELINE

Vorwort

Für den Grad der Ausführlichkeit der nachstehenden Naturgeschichte der Tardigraden, die keine Enzyklopädie sein will, waren mir die Bedürfnisse des Universitätsunterrichtes und der allgemein-zoologischen Forscherarbeit maßgebend. Ihnen soll bei Benutzung dieses Bandes die Heranziehung von Spezialliteratur erspart bleiben, und meine Darstellung soll bis zu den Themen für speziellere Studien, etwa Dissertationen, hinführen. Bei solchen Arbeiten freilich wird die Originalliteratur nicht zu entbehren sein. Da außer den wenigen Tardigradenspezialisten wohl niemand den ganzen Band, sondern nur den für ihn wichtigen Abschnitt, etwa „Anatomie des Nervensystems", „Bewegungsphysiologie", „Ökologie" oder anderes lesen wird, mußten Angaben, die zu mehreren Teilgebieten in Beziehung stehen, auch an mehreren Stellen wiederholt werden. Außerdem wurde durch Seitenverweise versucht, den Interessenten an einem bestimmten Kapitel die zu dessen Vervollständigung beitragenden Stellen aus anderen Teilen nachzuweisen; dem gleichen Zweck dient das Register. Die Kleinheit der Tiergruppe und die wenig umfangreiche, vollständig von mir gelesene Literatur ermöglicht eine Übersicht des gesamten Stoffes; es ist also nicht mangelnde Literaturkenntnis, wenn bei weitem nicht alle publizierten Irrtümer ausdrücklich berichtigt wurden. Namentlich in den Kapiteln, über die meine Frau Eveline und ich gearbeitet haben, wird für die Kritik an früheren Angaben meist auf die betreffende Stelle der Originaluntersuchung verwiesen. Auch die Geschichte der Entdeckung und der im Laufe der Jahre sich wandelnden Auffassung jedes Organs oder Lebensvorganges, die man in manchen der älteren Bände des „Bronn" findet, blieb hier fort, da die historische Darstellung mit dem Ziel des Buches, die Naturgeschichte der Tardigraden nach dem heutigen Stand der Kenntnisse möglichst kurz und anschaulich zu beschreiben, nicht vereinbar ist. Für das allgemein-zoologische Interesse an der Geschichte der Tardigradenforschung dürfte der entsprechende zusammenfassende Abschnitt (vgl. S. 270) ausreichen. Mein ursprünglicher Plan, das System der Tardigraden unter Verweisung auf meine ausführliche Darstellung dieser Materie (81) hier nur ganz kurz zu behandeln, mußte mit Rücksicht auf G. Thulin's kurz nach meiner Synopsis erschienene, sehr bedeutsame systematische Abhandlung (184) aufgegeben werden. Damit auch für den Nichtspezialisten die Kontinuität zwischen älteren Tardigradenarbeiten

und dem „Bronn“ erhalten bleibt, ist in den nichtsystematischen Teilen dieses Buches die Nomenklatur verwendet worden, wie sie in Thulin's erster Arbeit (183) und meinen bisherigen Veröffentlichungen über Tardigraden (76—81) sich findet. Schon diese Nomenklatur eilt der in allen anderen Spezialarbeiten des gleichen Zeitabschnittes benutzten voraus, und das mahnt zur Vorsicht bei dem Versuch, der Allgemeinheit weitere, erhebliche Änderungen zuzumuten. Ich selber nehme im systematischen Teil (vgl. S. 291) die neueste Nomenklatur Thulin's mit geringfügigen, weniger inhaltlichen, als formalen Einschränkungen an.

Herrn Geheimrat Professor Dr. Karl Heider, meinem gütigen, herzlich verehrten Lehrer, verdanke ich die Durchsicht und Billigung des Abschnittes über „Die Stellung der Tardigraden im System“; meiner Frau Eveline die Abbildungen, die Durcharbeitung des gesamten Manuskripts und das Register. Die Widmung des Buches an sie sei ein Zeichen der Gemeinsamkeit unserer Arbeit.

Berlin, am 11. März 1929.

Ernst Marcus

Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Charakteristik der Tardigraden 1

II. Morphologie der Tardigraden 2

A. Anatomie der Tardigraden 2

1. Körperform und Größe 2
2. Cuticula und cuticulare Anhänge 4
3. Epidermis 13
4. Färbung 21
5. Extremitäten 22
6. Krallendrüsen 31
7. Nervensystem 36
8. Sinnesorgane 43
9. Leibeshöhle und Speicherzellen 45
10. Muskulatur 49
11. Der Darmkanal und seine Anhänge 67
    a) Vorderdarm 67
    b) Mitteldarm 82
    c) Enddarm 86
12. Geschlechtsorgane 91

B. Ontogenie der Tardigraden 96

1. Vorentwicklung, Copulation und Eiablage 97
2. Furchung und Gastrulation 110
3. Ausbildung von Urdarm, Proctodaeum und Stomodaeum 117
4. Entwicklung der Leibeshöhle und der Gonade 120
5. Entwicklung des Nervensystems, der Extremitäten und des Verdauungstractus 125

III. Die Stellung der Tardigraden im System des Tierreichs 130

IV. Physiologie der Tardigraden 144

A. Aktiver Lebenszustand 144

1. Stoffwechselphysiologie 144
2. Sinnesphysiologie 150
3. Bewegungsphysiologie 153
4. Physiologie des Formwechsels 160
    a) Physiologie der Fortpflanzung 160
    b) Entwicklung, Wachstum und Häutung 163
    c) Regeneration und Lebensdauer 175

B. Inaktiver Lebenszustand 178

1. Anabiose 178
    a) Der Vorgang des Eintrocknens und Wiedererwachens 178
    b) Wiederholtes Eintrocknen und Dauer der Trockenperiode . . . 185
    c) Vakuum-, Exsiccator- und Temperaturversuche 190
    d) Sonstige physikalische und chemische Experimente 199
    e) Unterschiede in der Austrocknungsfähigkeit 201

Seite
2. Asphyxie 205
3. Encystierung 210
V. Ökologie und Verbreitung der Tardigraden 217
1. Der Wohnraum 217
2. Die Umweltsbedingungen 228
3. Phänologie und Wohndichte 239
4. Beziehungen der Tardigraden zu anderen Lebewesen 243
5. Horizontale Verbreitung 246
6. Vertikale Verbreitung 257
7. Aktive und passive Verbreitung 259
VI. Untersuchungs- und Haltungstechnik 262
VII. Geschichte der Tardigradenforschung 270
VIII. Die Systematik der Tardigraden 291
1. Spezielle Systematik 291
2. Allgemeine Systematik 550
IX. Nachtrag 564
X. Erklärung der in den Figuren 1—134 verwendeten Abkürzungen 574
XI. Literaturverzeichnis 576
XII. Register 584
Tafelerklärung 608

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18

I. Charakteristik der Tardigraden

Kleine, meist nicht über 1 mm messende, bilateralsymmetrische Tiere, aus einem Kopf- und vier Rumpfsegmenten bestehend, mit stark cuticularisierter, nicht chitiniger Körperbedeckung, mit vier Paar latero-ventral gelegenen, vom Rumpf deutlich abgesetzten, bekrallten oder mit Haftlappen versehenen, durch Eigenmuskulatur bewegten Extremitäten, mit glatter, in Spezialgruppen zerfallender Stammesmuskulatur und splanchnischer Längsmuskulatur des Mitteldarmes. Mund ventro-terminal, Stomodaeum mit großen, paarigen, sekretorisch und exkretorisch tätigen Drüsen, mit zwei vorstoßbaren Kalkzähnen, den Stiletten, und dem als Saugvorrichtung wirksamen Schlundkopf versehen; After, bei den Eutardigraden Kloake, ventral. Nervensystem aus Supra- und Suboesophagealganglion und strickleiterförmiger Bauchkette mit vier Ganglien bestehend. Gonaden als unpaare Säcke ausgebildet, mit paarigen (♂) oder im Grundplan paarigen (♀) Ausführungsgängen, die mit ventralem

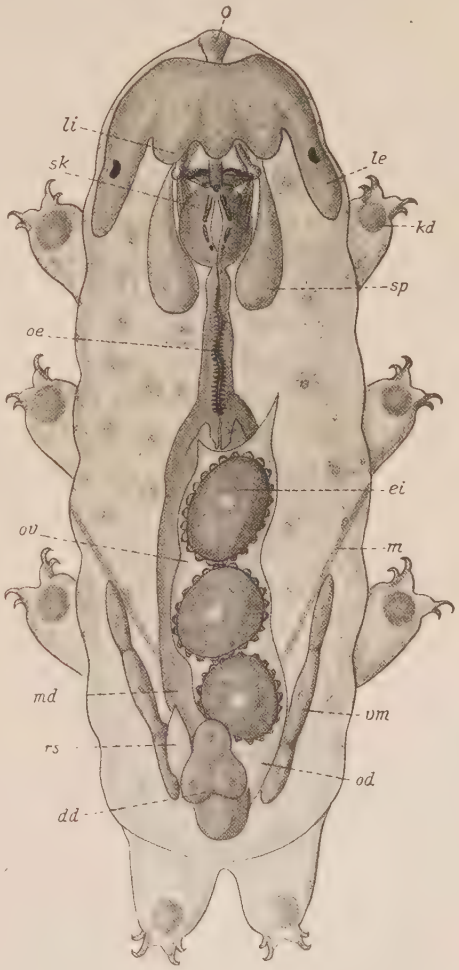


Fig. 1. Dorsalansicht eines *Macrobiotus hufelandii*-♀ mit skulpturierter Cuticula. Muskulatur fortgelassen. Etwa 500 : 1. (Nach 78.)

Gonoporus, bei mehreren Gattungen in das Rectum, münden. Frei in der Leibeshöhle flottierende Speicherzellen. Zirkulations- und Respirationsorgane fehlen. Geschlechter getrennt; Eier legend; Entwicklung direkt.

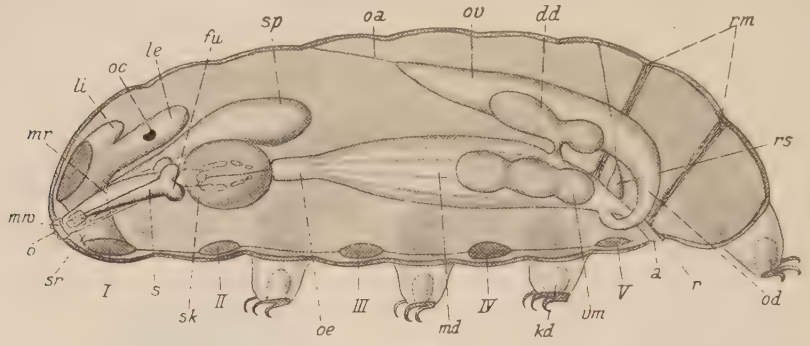


Fig. 2. Schema der Organisation eines Tardigraden, Typ: *Macrobiotus hufelandii*. Die linke Hälfte der Körperwand und des Nervensystems und die linke Munddrüse entfernt. (Nach 80, verändert.)

II. Morphologie der Tardigraden

A. Anatomie der Tardigraden

1. Körperform und Größe

Der Körper der Tardigraden kann im Grundtypus als walzenförmig bezeichnet werden, doch ist die Dorsalseite stets mehr gerundet, die Ventralseite abgeflacht. Während im allgemeinen die Länge der rostro-caudalen Hauptachse zu der der dextrosinistralen Nebenachse sich wie 4 : 1 bis 5 : 1 (Eutardigrada) verhält, beträgt diese Proportion bei dem epökisch lebenden, sehr breiten, auf Adhäsion gebauten *Tetrakentron synaptae* Cuén. (Fig. 13, 19) durchschnittlich 2 : 1. Das durchschnittliche Längenverhältnis der Hauptachse zur dorsoventralen Nebenachse wäre etwa mit 5 : 1 anzugeben. Relativ breit sind die Echiniscoidea, für sie würde das durchschnittliche Längenverhältnis von Haupt- und isopoler Nebenachse etwa 2 bis 3 : 1, das von Haupt- und heteropoler Nebenachse etwa 3 : 1 betragen. Die cylindrische Grundform wird durch cephale, manchmal auch caudale Verschmälerungen verwischt; die im Querschnitt größte Breite liegt im allgemeinen etwas vor oder in der Körpermitte, selten etwas caudalwärts von dieser. Ein „trilobitenartiger Querschnitt“ (163, p. 11) wird durch Schrumpfungen bei der Fixierung vorgetäuscht. Der Habitus der verschiedenen Gattungen wird weitgehend durch die Form des Kopfes charakterisiert, die in der Profilansicht deutlich wird. Derartige Profilbilder liegen bei den Arthrotardigraden nur für *Batillipes* (Fig. 61) und *Tetrakentron* (Fig. 13)

vor. Beide Gattungen besitzen eine senkrechte oder sogar von der Mundöffnung aus noch deutlich nach vorn vorspringende „Stirn". Bei den Echiniscoiden tritt der Vorderkopf mehr zurück. Bei *Parechiniscus* (Fig. 3, 385) ist er stark gewölbt, hier steigt die Profilkontur von der Mundöffnung senkrecht empor, freilich nicht, wie bei *Batillipes* und *Tetrakentron*, nach vorn ausspringend, sondern etwa in Augenhöhe einen dorso-caudalwärts gerichteten Bogen beschreibend. Bei *Echiniscoides* (Fig. 102) und mehr noch den gepanzerten Echiniscen und Pseudechiniscen verliert sich die Wölbung des Vorderkopfes fast vollständig (Fig. 386—388). Der Kopf nimmt eine fast kegelförmige Gestalt an, und die Tiere wirken spitzschnauzig, ferkelartig, wie das Ehrenberg (36, p. 530) als erster zum Ausdruck gebracht hat, indem er eine seiner neuen Arten „*suillus*" nannte. Die meisten Hypsibien und einige Macrobioten besitzen einen im Profil vertikalen oder sogar rostralwärts vorgewölbten Vorderkopf, also eine gerade „Stirn" (Fig. 389), *Milnesium* dagegen ist wieder mehr flachköpfig und spitzschnauzig.

Körpergröße. Die kleinsten bisher gemessenen Tardigraden sind eben geschlüpfte *Echiniscus* (*Bryodelphax*) *parvulus* (Thul.) mit 51 μ (78, p. 124), die größten kanadische Stücke von *Macrobiotus hufelandii* C. A. S. Sch. (96, p. 166) und *Milnesium tardigradum* Doy. (56, p. 47), beide Species mit 1200 μ. Dazwischen liegen die Maximalgrößen der Genera bei

Batillipes 720 μ;
Bathyechiniscus 119 μ;
Tetrakentron 200 μ;
Halechiniscus 200 μ;
Oreella 230 μ;
Echiniscoides 310 μ;
Parechiniscus 200 μ;
Echiniscus 450 μ (*blumi* Richt.; das Längenmaximum der meisten Species dieser Gattung liegt bei 300 μ);
Pseudechiniscus 500 μ [*islandicus* (Richt.); das Längenmaximum der meisten Species dieser Gattung liegt bei 300 μ];
Macrobiotus, exkl. des genannten *hufelandii*, 1072 μ (*coronifer* Richt.), 1000 μ (*richtersii* Murr., *macronyx* Duj.) (die maximale Länge der meisten Species liegt unter 800 μ);
Hypsibius 757 μ [*augusti* (Murr.)] (die maximale Länge der meisten Species liegt unter 600 μ);
Milnesium siehe oben.

Über eine bei der Verbreitung der Tardigraden zu erörternde Beziehung zwischen geographischer Lage des Fundortes und Körpergröße (vgl. S. 257) hinaus geht die in ihren Ursachen noch nicht erkannte Variabilität der Körpergröße. Diese ist nicht so sehr eine individuelle, wenn man von Wachstumsverschiedenheiten absieht, als eine Variabili-

tät der Durchschnittsgröße bei verschiedenen Populationen derselben Species. Für die Größe erwachsener *Macrobiotus hufelandii*-Stücke von Helgoland fand meine Frau Eveline als Durchschnitt 300 μ, für ebensolche von Flores 600 μ und von Vorarlberg 900 μ. Sumatranische *Milnesium tardigradum*-Populationen ergaben eine Durchschnittsgröße von 200 μ, Potsdamer Material 500 μ und Kieler Stücke 800 μ. Aus der Literatur ist über die Variationsbreite der Körpergröße deshalb nicht viel zu ersehen, weil manche Untersucher fixierte, durch Deckglasdruck gestreckte Tiere, die anderen lebende zu messen pflegen, und auch die Einbeziehung oder Nichteinbeziehung des letzten Beinpaares in die Längenangabe wesentliche Unterschiede bedingen kann. Über das Verhältnis von Körpergröße und Geschlechtsreife wird bei Erörterung des Wachstums (vgl. S. 168, 169), über Größenunterschiede der Geschlechter bei Beschreibung der sekundären Sexualcharaktere (vgl. S. 110) gesprochen werden.

2. Cuticula und cuticulare Anhänge

Die Cuticula der Tardigraden, die Extremitätenendigungen und Auskleidungen von Vorder- und Enddarm bestehen aus einem Albuminoid, nicht aus Chitin (77, p. 355). Die Quellbarkeit der Cuticula erhellt aus ihrem Verhalten vor der Häutung (vgl. S. 173), ihre Wasserdurchlässigkeit ist bei der Eintrocknung und Wiederanfeuchtung von Landtardigraden (vgl. S. 182, 183), sowie beim Einbringen von Meerestardigraden in Süßwasser (vgl. S. 209) zu erkennen. Poren besitzt die Cuticula nicht (78, p. 101), abgesehen von einem zwar sehr wahrscheinlich gemachten, jedoch noch nicht sicher nachgewiesenen Krallendrüsenporus in jeder Zehe von *Batillipes* (Fig. 14 A, *po*) (76, p. 528). Bei schwach skulpturierten Tardigraden können als Poren leicht die in der Aufsicht ihren ovalen Querschnitt zeigenden, massiven, nach innen gerichteten, die Epidermis durchsetzenden Cuticularzapfen gedeutet werden, die Ursprungs- und Insertionsstellen der Muskeln sind (vgl. S. 66). Die dichte Außenzone der Cuticula ist als spröde Hülle der eigentlichen, der Epidermis anliegenden, geschmeidigen Cuticula gegenübergestellt worden (6, p. 640), jedoch empfiehlt es sich, diese Unterscheidung nur für *Tetrakentron* zu machen. Bei dieser Art ist eine lockere, äußere Hülle als hyaline Außenhaut faltig von der Cuticula abgehoben (Fig. 19, *h*). Dieser cuticulare Mantel bedeutet eine Oberflächenvergrößerung des dorsoventral abgeflachten, sehr breiten, auf Verfestigung mit dem Substrat gebauten Tieres, er geht zu allen Körperanhängen wie auch zur Krallenbasis hin an die Cuticula heran und sitzt an diesen Stellen fest. Bei allen übrigen Tardigraden liegt, von einem wahrscheinlich pathologischen Fall (vgl. S. 148, 406) und von den normalen Häutungsstadien abgesehen, die gesamte Cuticula der Epidermis fest an. Die Außenzone der Cuticula weist panzerartige Verstärkungen,

Falten und Skulpturierungen auf, die im folgenden erörtert werden, sie ist aber nicht von der Innenzone abgehoben, sondern muß mit dieser letzten gemeinsam als Cuticula bezeichnet werden.

Ökologisch bedingt scheint die bei den einzelnen Gattungen verschiedene Dicke der Cuticula zu sein. Die marinen, auf diesen Charakter hin untersuchten Formen (78, p. 102), *Batillipes*, *Tetrakentron*, *Echiniscoides* (Fig. 46, 48) besitzen eine sehr dünne Cuticula, bei den Landtardigraden *Macrobiotus*, *Hypsibius* und *Milnesium* (Fig. 37, 40) ist sie wesentlich stärker, zweifellos in Anpassung an Trockenzeiten, bei dem besonders euryöken *Milnesium* übrigens dicker als bei den anderen Eutardigraden; am dicksten ist sie bei den an besonders ariden Lokalitäten lebenden Echiniscen (Fig. 29) und Pseudechiniscen (vgl. auch S. 565—567).

Die Skulpturierungen der Cuticula sind in der verschiedensten Weise ausgebildet und oft von systematischem Wert für die Speciesunterscheidung. Freilich treten manchmal bei derselben Art verschiedene Typen der Skulptur auf, so bei *Echiniscus* (*Bryodelphax*) *parvulus* (Thul.), der bald eine einförmige, feine Granulation (Fig. 141 B), bald größere, grubenartige Skulpturen unregelmäßig zwischen kleinen (Fig. 141 C) aufweist. Auch innerhalb ganzer Artengruppen, wie etwa im Verwandtschaftskreis des *Hypsibius ornatus* (Richt.) (Fig. 312—314), findet sich eine sehr erhebliche Variationsbreite der Skulpturcharaktere, die bald aus Perlpunkten, bald aus Warzen, aus regelmäßigen, irregulären oder rückgebildeten Transversalreihen von Dornen, mammillären, gerundeten oder kantigen Höckern in verschiedenartiger Anordnung bestehen (81, p. 178ff.). Fast immer sind die Skulpturierungen auf die Dorsal- und Lateralflächen des Körpers und der Extremitäten beschränkt, doch kommen bei dem im allgemeinen unskulpturierten *Macrobiotus hufelandii* C. A. S. Sch. gelegentlich Stücke mit napfförmigen Einsenkungen auch in der ventralen Cuticula vor (vgl. Fig. 1) (78, p. 101). *Batillipes* (Fig. 52, *cu*) und *Oreella* besitzen kleine, zapfenförmige Erhebungen; die Runzelung des *Halechiniscus* könnte eine Fixierungserscheinung sein (151, p. 81). Perlpunkte, deren Charakter als positive Erhebungen oder negative Einsenkungen nur an Schnitten sicher erkannt werden kann, sowie warzenförmige und mammilläre Buckel, kegelförmig spitze oder unregelmäßig gestaltete und auch würfelförmige, breite Höcker, kleine rundliche Granulationen oder hexagonale Felderung, auf breiter Basis aufsitzende, sowie schmal beginnende Stacheln kommen als Cuticularskulpturen bei *Macrobiotus* und *Hypsibius* vor. Einige dieser Skulpturen finden sich auch bei *Echiniscus* (vgl. Fig. 55) und *Pseudechiniscus*. Die meisten Species der Genera *Macrobiotus* und *Hypsibius*, sowie die je nur eine sichere Species umfassenden Gattungen *Bathyechiniscus*, *Tetrakentron*, *Echiniscoides* und *Milnesium* sind glatt. Mit Ausnahme von *Tetrakentron* zeigen diese glatten Formen transversale Falten der Cuticula. In diesen individuell

durchaus variabeln, nicht einmal während des Individuallebens eines Tieres konstanten, etwa 7—12 Falten ist ebensowenig eine „Segmentierung" (163, p. 11) zu sehen, wie in den verstärkten Partien der dorsalen und lateralen Cuticula, den Platten, die den Panzer der *Echiniscus*- und *Pseudechiniscus*-Arten bilden.

Morphologisch zwischen Falten und scharf begrenzten Platten stehen die rostralwärts undeutlich, caudalwärts deutlicher von den dazwischenliegenden Furchen abgesetzten cuticularen Verdickungen von *Parechiniscus chitonides* Cuén. Dieses Plattensystem von *Parechiniscus* (Fig. 3) erreicht dadurch eine beträchtliche Dicke, daß die Falten von hyalinen Cuticularverstärkungen teilweise ausgefüllt sind, wobei dann die subcuticular gelegene Epidermis ungefaltet verläuft.

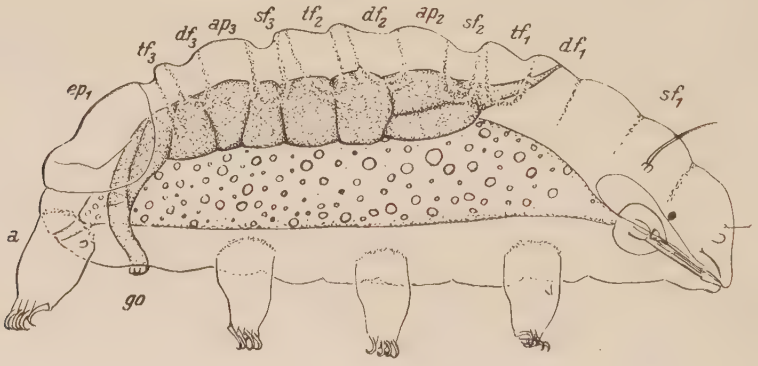


Fig. 3. Lateralansicht eines *Parechiniscus chitonides*-♀. (Für die Beschriftung vgl. Text, S. 6—7.) (Nach 184.)

Thulin (184, p. 213) hat einen Zusammenhang zwischen der Gliederung des Panzers und der Metamerie der Muskelzüge festgestellt, der namentlich in den Beziehungen zwischen den Furchen und den Insertionsstellen beziehungsweise Ursprüngen der dorsalen Längsmuskeln und der Transversalmuskeln (sternolaterale Muskeln Doyère's; *H—c*, *J—c*, *L—e*, *N—e*, *O—f* auf Fig. 35 B, S. 63) zum Ausdruck kommt. Insertionsstellen dieser Stammesmuskeln finden sich an den Grenzen wie in der Mitte der durch Bauchganglien und Extremitäten gekennzeichneten Segmente des Körpers. Intrasegmental inserieren Dorsal- und Transversalmuskeln in der gleichen Transversalebene; intersegmental inserieren die Dorsalmuskeln rostral von den transversalen. Entsprechend dieser Muskelanordnung sind bei dem Plattensystem von *Parechiniscus* zwischen Beinpaar 1 und 2 und zwischen 2 und 3 je drei Furchen vorhanden, nämlich zwei intersegmentale Furchen, die nach den dort inserierenden Muskeln als Dorsalintersegment- (Fig. 3, 4, *df*) und Transversalintersegmentfurche (ibid., *tf*) bezeichnet werden (184, p. 213) und eine intrasegmentale Furche, die Segment-

furche (*sf*). Die dorsale Körperbedeckung von *Parechiniscus* kann im rostralen Teil nicht als Panzer bezeichnet werden. Es sind hier zwei schwache Furchen vorhanden, eine in der Mitte des Kopfes, wo die dorsalen Längsmuskeln enden, und eine weitere (Fig. 3, sf_1) in der Mitte des ersten Rumpfsegmentes. An der durch die hinteren Kopfanhänge markierten Grenze zwischen Kopf und Rumpf, wo Transversalmuskeln fehlen, und die Dorsalmuskulatur keine Insertionsstellen aufweist, ist keine Querfurche vorhanden. Caudal vom ersten Beinpaar wird die dorsale Körperbedeckung panzerartig. Zunächst finden sich hier die Furchen df_1, tf_1 und sf_2, an die sich eine unpaare Platte anschließt, deren Seitenkanten in der Profilansicht als schwach markierte Linien erkennbar sind. G. Thulin hat diese auf ein Halbsegment, einen „Annulus" beschränkte Platte als Annularplatte (Fig. 3, ap_2) bezeichnet (184, p. 214). Caudalwärts folgen wieder zwei Intersegmentfurchen (df_2, tf_2) und eine Segmentfurche (sf_3), sowie die Annularplatte des dritten Körpersegmentes (ap_3). Die nächsten Furchen (df_3, tf_3) sind wieder Intersegmentfurchen. Eine Segmentfurche fehlt im vierten Körpersegment, seine Platte ist die deutlich abgesetzte, lateral und caudal mit einem Randwulst versehene Endplatte (ep_1), deren Profil eine Knickung zeigt. An der Endplatte liegen die intrasegmentalen Muskelinsertionen des vierten Körpersegmentes. Die dorsale Längsmuskulatur endet in der Mitte des vierten Segmentes. Vielleicht als intersegmentale Transversalmuskeln aufzufassen sind die von der Endplatte entspringenden Muskeln *Of* (vgl. auch die Muskulatur von *Milnesium*, Fig. 35, S. 63), die beiderseits vom Anus an der ventralen Leibeswand (bei den Eutardigraden an der Kloake) inserieren. Der caudal von diesen Muskeln gelegene Abschnitt muß trotz deren Lage so lange zum vierten Rumpfsegment, dem fünften des gesamten Körpers, gerechnet werden, wie embryologische Anhaltspunkte für die Annahme eines rudimentären fünften Rumpfsegmentes (184, p. 215) fehlen.

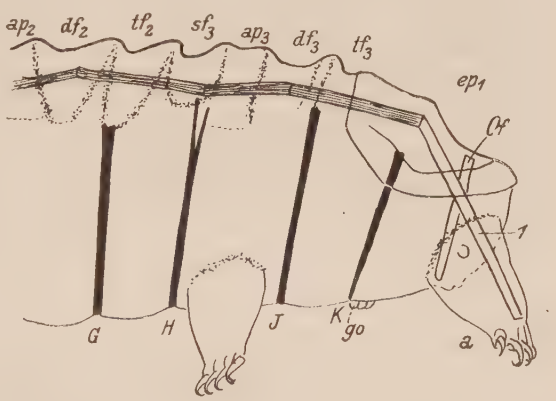


Fig. 4. Lateralansicht des Hinterendes von *Parechiniscus chitonides*. (Für die Beschriftung vgl. Text, S. 7.) (Nach 184.)

Bei *Echiniscus* (Fig. 5) werden im Anschluß an G. Thulin (183, p. 2) folgende Platten unterschieden: Die Kopfplatte, die den größten Teil des Kopfes bedeckt, die fast stets ungeteilte erste Rumpfplatte oder Schulterplatte, ferner die erste Schaltplatte (Intersegmentplatte

G. Thulin's, 184, p. 215), die meist einfach ist, von der ersten bis zur zweiten Rumpfplatte reichen kann, oft aber nur an die zweite grenzt. Dann erstreckt sich zwischen dem Caudalrand der ersten Rumpfplatte und dem Rostralrand der ersten Schaltplatte eine verbindende Haut. Die zweite paarige Rumpfplatte (Segmentplatte) besitzt bei mehreren Arten eine Transversalfurche, es befindet sich rostral von der Mitte ein weicheres Querband, das tief eingebuchtet sein kann. Bei einer Biegung des Tieres nach oben nähern sich die rostral und caudal von der Querfurche gelegenen Teile einander. Dabei wird der innere Rand jeder Vorderrandfalte über den äußeren verschoben, sodaß die stark abschüssigen Seitenpartien kaum an der Biegung teilnehmen. Da auch die dritte Rumpfplatte paarig und mit Querfurche und Vorderrandfalten versehen ist, wird der ganze, oft sehr feste Panzer beweglich. Die zweite Schaltplatte ähnelt der ersten, die dritte Rumpfplatte der zweiten. Die dritte Schaltplatte fehlt oft oder ist undeutlich oder nur durch eine Granulation der verbindenden Haut zwischen dritter Rumpf- und Endplatte angedeutet. Die Endplatte hat caudal jederseits fast bei allen Species eine schräg verlaufende Kerbe, die Kleeblattkerbe. Als facettiert wird die Endplatte bezeichnet, deren äußere Partien scharf basalwärts gebogen sind, wobei die Grenzen der abgebogenen lateralen und caudalen Partien gegen die

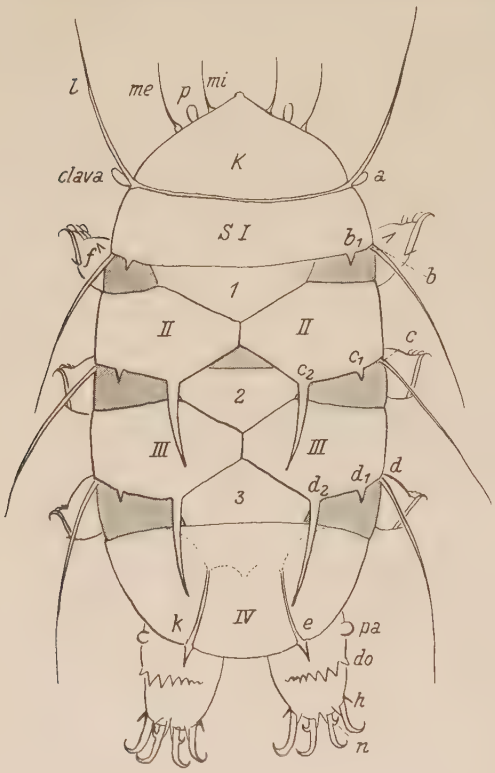


Fig. 5. Schema der Platten und Anhänge von *Echiniscus* (Typ: *Echiniscus scrofa*-Gruppe). *K* Kopfplatte; *S I* Schulter- oder erste Rumpfplatte; *1* erste Schaltplatte; *II* zweite Rumpfplatte (paarig); *2* zweite Schaltplatte; *III* dritte Rumpfplatte (paarig); *3* dritte Schaltplatte; *IV* vierte Rumpf- oder Endplatte mit Facetten (punktiert) und Kleeblattkerben (*k*); bei *a* der Cirrus lateralis (*l*) und die Clava (*clava*); bei *b, c, d* Haare; bei *e* ein kurzer Dorn; bei b_1, c_1, d_1 dorsolaterale Spicula (an den Plattenhinterecken); bei c_2, d_2 dorsomediane Dornen; *f* Dorn auf dem ersten Bein; *pa* Sinnespapille auf dem vierten Bein; *do* Dornfalte; *h* gerader Dorn an der Basis der Außenkralle; *n* Nebenhaken an der Innenkralle. Für die Kopfanhänge vgl. Figurenerklärung S. 11, 12. Cuticula zwischen den Platten dunkel. (Nach 81.)

medianen als eine meist mit drei Winkeln verlaufende Kante hervortreten. Bei *Pseudechiniscus* (Fig. 6) sind folgende Platten ausgebildet (183, p. 18): Die Kopfplatte, die auch hier den größten Teil des Kopfes bedeckt, die erste Rumpfplatte (Segmentplatte) oder Schulterplatte, die ungeteilt ist. Die erste Schaltplatte ist oft durch eine Querlinie zweigeteilt, wenn sie einfach ist, grenzt sie stets unmittelbar an die Schulterplatte. Die zweite und die dritte Rumpfplatte sind paarig; die zweite Schaltplatte hat oft eine Querlinie und grenzt immer unmittelbar an die zweite Rumpfplatte. Die dritte Schaltplatte ist stets vorhanden; die vierte Rumpfplatte (Pseudosegmentplatte) ist bald unpaar und bildet dann einen Halbring (*Pseudechiniscus suillus*, Fig. 230 B), bald ist sie durch eine mehr oder weniger deutliche mediane Trennung in ein Plattenpaar geteilt (*Pseudechiniscus borealis*, Fig. 236). Die Endplatte hat stets Kleeblattkerben und ist unfacettiert.

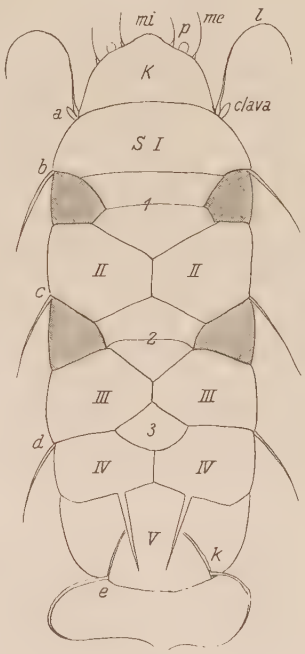


Fig. 6. Schema der Platten und Anhänge von *Pseudechiniscus* (Typ: *Pseudechiniscus islandicus*). Beschriftung wie in Fig. 5, aber *IV* vierte Rumpfplatte (paarig, kann auch unpaar sein); *V* fünfte Rumpf- oder Endplatte, mit Kleeblattkerben (*k*), ohne Facetten. (Nach 81.)

Während Richters (147, p. 200) die Plattenverhältnisse bei *Pseudechiniscus* als die ursprünglichen bezeichnet und die Endplatte von *Echiniscus* ansieht als hervorgegangen aus einer Verschmelzung der vierten Rumpfplatte der Pseudechiniscen mit der Endplatte, geht Thulin (183, p. 22) von *Echiniscus* (Subgen. *Bryodelphax*) als der ursprünglichsten Untergattung aus. Bei *Echiniscus* (*Bryodelphax*) *parvulus* (Thul.) (Fig. 141) ist die dritte Schaltplatte besonders groß, und trotzdem ist der Zwischenraum zwischen dritter Rumpf- und Endplatte breiter, als zu erwarten wäre, wenn vierte Rumpfplatte und Endplatte verschmolzen wären. Thulin nimmt an, daß die dritte Schaltplatte der Echiniscen ihren Kontakt mit der Endplatte verloren und die Cuticula der Zwischenpartie sich verdickt und Plattenkonsistenz angenommen hat. Zu dieser verdickten Zwischenpartie tritt noch ein vorderer Teil der Endplatte, der sich von dem verbleibenden Rest der Endplatte abtrennt. Die Argumentation Thulin's stützte sich früher hauptsächlich auf den angeblich primitiven Bau des Buccalapparates von *Echiniscus intermedius* (jetzt *parvulus*), um in dieser Form einen Ausgangstypus sehen zu können. Kann ihm auch hierin nicht gefolgt werden (78, p. 122), so ist doch mindestens ein Teil der bisher zu *Echiniscus inter-*

medius gerechneten Formen als besonders primitiv anzusehen (vgl. S. 554), und zugunsten einer Ableitung der Pseudechiniscen und der Echiniscen von gemeinsamer Wurzel sprechen die im systematischen Teil ausführlich erörterten Verhältnisse der Platten bei den Untergattungen *Bryodelphax* und *Hypechiniscus* (vgl. S. 305, 310). Beispiele für weitgehende Plattenauflösung veranschaulichen die Figuren 148, 195. Die Beziehungen zwischen der Muskulatur und den Platten bei den Echiniscoiden werden bei Erörterung der Systematik dieser Gruppe dargestellt (vgl. Fig. 140, 144, 147, 230 A).

Die Bezeichnungsweise für bestimmte, durch das Vorkommen cuticularer, lateral und dorsal auftretender Anhänge (Haare, Dornen und Zapfen) ausgezeichnete Ecken der genannten Platten ist aus Fig. 5 ersichtlich; die Position von jederseits drei dorsalen Dornen zwischen dem Hinterrand der Kopfplatte und dem Vorderrand der ersten Schaltplatte bei *Echiniscus africanus* (Fig. 179) bildet eine Ausnahme; nur bei *Echiniscus militaris* (Fig. 190) kommt etwas ähnliches vor. Die Abhängigkeit der lateralen und dorsalen Anhänge vom Alter und ihre individuelle Variabilität in dem Material eines Fundortes beweist die nachstehende, auf zwölf Stücke des *Echiniscus merokensis* Richt. forma *suecicus* Thul. (183, p. 14) bezügliche Tabelle:

Fundort	Individuum Nr.	Körperlänge	Laterale Anhänge a	b	c	d	e	Dorsale Anhänge c	d	Krallenzahl[1])
Aus derselben Moosprobe bei Lund (Südschweden)	I	80 μ	22 μ	—	—	—	38 μ	—	—	2
	II	103 μ	18 μ	—	l. 11 μ r. —	—	25 μ	—	—	2
	III	130 μ	l. 18 μ r. 23 μ	—	32 μ	13 μ	34 μ	16 μ	3 μ	4
	IV	134 μ	23 μ	—	26 μ	11 μ	l. 39 μ r. 32 μ	13 μ	3 μ	4
	V	140 μ	30 μ	l. 35 μ r.	50 μ	25 μ	59 μ	23 μ	2 μ	4
	VI	175 μ	27 μ	—	l. 43 μ r. 25 μ	l. 14 μ r. 21 μ	l. 62 μ r. 75 μ	l. 23 μ r. 18 μ	6 μ	4
	VII	176 μ	30 μ	l. — r. 25 μ	l. 43 μ r. 58 μ	l. 16 μ r. 19 μ	l. 64 μ r. 43 μ	l. 19 μ r. 27 μ	4 μ	4
	VIII	184 μ	41 μ	l. 55 μ r. 46 μ	62 μ	l. 27 μ r. 34 μ	l. 91 μ r. 68 μ	l. 27 μ r. 6 μ	6 μ	4
	IX	207 μ	l. 30 μ r. 34 μ	73 μ	l. 96 μ r. 36 μ	59 μ	96 μ	46 μ	3 μ	4
	X	219 μ	41 μ	80 μ	84 μ	35 μ	114 μ	50 μ	3 μ	4
	XI	245 μ	46 μ	91 μ	125 μ	84 μ	128 μ	62 μ	6 μ	4
Lappland	XII	175 μ	34 μ	l. — r. 57 μ	78 μ	43 μ	l. 91 μ r. 137 μ	48 μ	5 μ	4

[1]) Junge Echiniscen und Pseudechiniscen haben zwei, etwas ältere und erwachsene vier Krallen (vgl. S. 25, 166).

Diese Tabelle mahnt zur Vorsicht bei Aufstellung neuer Species in den Gattungen *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* allein nach den Körperanhängen, und auch J. Murray sagt: „So billige Arten, wie ein übereifriger Entdecker sie aus den Tausenden von *Echiniscus*-Formen fabrizieren kann, werfen nicht das geringste Licht auf biologische Probleme" (übersetzt aus 96, p. 92). Diese lateralen und dorsalen Anhänge sind nach den bisherigen Befunden als nicht innerviert, also lediglich als Haftanhänge zu bezeichnen (78, p. 150).

Vom Oberschlundganglion aus innervierte Kopfanhänge finden sich namentlich bei den Heterotardigraden. Ein unpaarer Cirrus medianus (Fig. 7, *mc*) tritt bei *Batillipes*, *Bathyechiniscus* und *Tetrakentron* auf. Außerdem haben diese Formen, wie auch *Halechiniscus*, *Oreella*, *Echiniscoides*, *Parechiniscus*, *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* jederseits einen, also ein Paar innerer Medialcirren (Cirri mediales interni, Fig. 5, 7, *mi*) und ein Paar äußerer Medialcirren (Cirri mediales externi, Fig. 5, 7, *me*). Die inneren Medialcirren sitzen mehr dorsal, die äußeren mehr ventral an. An dem dorsalen oder ventralen Ursprung deutlicher, als an ihrer verschiedenen Entfernung von der Medianebene sind beide Cirrenpaare bei allen genannten Gattungen zu unterscheiden, denn bei *Echiniscoides* und namentlich bei *Tetrakentron* können die fast in derselben Sagittalebene stehenden Cirren kaum als äußere und innere gekennzeichnet werden. *Echiniscus imberbis* (153, p. 4), der in sieben untersuchten Exemplaren keinerlei Kopfanhänge aufweisen soll, nimmt eine Ausnahmestellung unter den Heterotardigraden ein; es unterliegen jedoch alle Anhänge der Tardigraden individuellen Anomalien. Außerdem findet sich bei den angeführten Gattungen lateral am Kopf der Cirrus lateralis, das Haar bei *a* (in der für *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* üblichen Bezeichnungsweise der Systematiker). Dieser Cirrus lateralis (Fig. 5, 7, *l*) ist bei manchen Individuen bis auf kleine Stummel abgestoßen (167, p. 193); unmittelbar neben ihm, etwas mehr ventral, steht die Clava (Fig. 5, *clava*; 7, *c*). Diese ist bei den Echiniscoiden meist als kurze Papille (Fig. 39), bei *Oreella* und den meisten Arthrotardigraden als lange Keule ausgebildet (Fig. 7, *c*); bei *Tetrakentron* besteht die Clava aus einer basalen Kuppel mit aufsitzendem, feinem Sinneshaar (Fig. 13, 19).

Bei den Eutardigraden treten die cephalen Anhänge zurück. Zu nennen sind hier die nur Skulpturierungen der Cuticula darstellenden lateralen Papillen des *Hypsibius ornatus* (Richt.) und einiger Species seines Verwandtschaftskreises (Fig. 313), sowie innervierte Anhänge, die Rostralpapillen (184, p. 225) bei *Milnesium* (Fig. 40, *z*). Bei dieser Form ist die Mundöffnung von einem dorsomedianen, zwei dorsolateralen, zwei ventrolateralen und einem sehr kleinen ventromedianen, zuweilen auch fehlenden, im ganzen also von fünf bis sechs Zipfeln umstellt, und außerdem sitzt jederseits lateral bis ventrolateral am

Kopf je eine Papille. Diese letzte (Fig. 9, *c*) ist vielleicht der allerdings dorsolateral ansitzenden Papilla cephalica der Heterotardigraden (vgl. Fig. 5, 6, 7, *p*) homolog, wenngleich sie anders innerviert ist als die Papilla cephalica (vgl. S. 37).

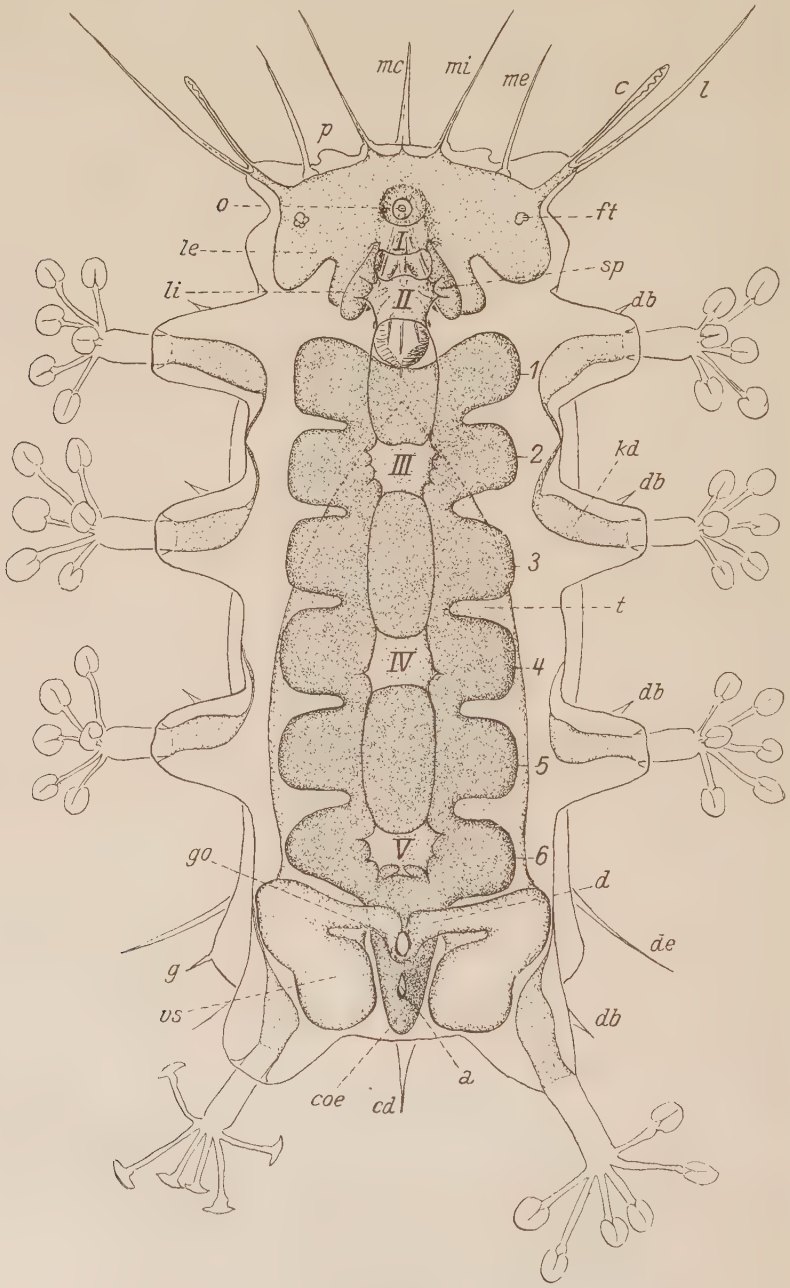


Fig. 7. Ventralansicht eines ♂ von *Batillipes mirus*. Muskulatur fortgelassen. *1—6* die Darmdivertikel. Etwa 300 : 1. (Nach 76.)

Von den Körperanhängen der Tardigraden waren bei Schilderung der Skulpturverhältnisse der Macrobioten und Hypsibien bereits Dornen und Höcker, die in diesen Gattungen vorkommen (vgl. S. 5), erwähnt worden, ebenso auch die dorsalen und lateralen Haftfäden und Dornen bei *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* (vgl. S. 10). Es kommen außerdem folgende Bildungen bei den Heterotardigraden vor: 1. Ein unpaarer medianer Caudalcirrus oder Zapfen (Fig. 7, *cd*) bei *Batillipes* und *Oreella*. 2. Je ein Dorn auf dem proximalen Extremitätenabschnitt der drei ersten Beinpaare. (Fig. 7, *db*) bei *Batillipes*, *Bathyechiniscus*, *Tetrakentron*, *Echiniscoides* (nur auf dem dritten Beinpaar), *Parechiniscus* (nur auf dem ersten Beinpaar), vielen *Echiniscus*-Arten (nur auf dem ersten Beinpaar, *Echiniscus perarmatus* auf allen Beinen). 3. Je ein oft basal verdickter Dorn oder eine Papille auf dem proximalen Extremitätenabschnitt des vierten Beinpaares bei *Batillipes*, *Bathyechiniscus*, *Tetrakentron*, *Halechiniscus*, *Echiniscoides*, *Parechiniscus* und der Mehrzahl der *Echiniscus*- und *Pseudechiniscus*-Arten. 4. Jederseits ein dorsolateraler Cirrus zwischen drittem und viertem Beinpaar, diesem letzten genähert und dem dorn- oder papillenartigen Anhang auf dem Basalglied des vierten Beinpaares mehr oder weniger eng benachbart bei *Batillipes*, *Bathyechiniscus*, *Tetrakentron*, *Halechiniscus* und *Echiniscoides* (Fig. 7, *de*). 5. Jederseits ein dorsolaterales Haar über dem zweiten und eins über dem dritten Beinpaar bei *Halechiniscus*. 6. Jederseits ein lateraler Dorn zwischen drittem und viertem Beinpaar bei *Batillipes* (Fig. 7, *g*).

Als cuticulare Bildungen am Körper der Tardigraden seien noch genannt die bei den Sinnesorganen ausführlich zu besprechenden cephalen Kuppen von *Tetrakentron*, die flügelartigen Verbreiterungen am Kopf von *Echiniscoides* (Fig. 102), ferner eine caudale, durch die Analöffnung getrennte Doppelfalte bei *Tetrakentron* und den daraufhin untersuchten Echiniscoiden, *Echiniscoides*, *Echiniscus* und *Pseudechiniscus*, sowie bei diesen letzten drei Formen und bei *Parechiniscus* die rosettenförmig den Gonoporus umgebenden Falten (Fig. 3, 54, *go*). Die cuticularen Extremitätenendigungen der Tardigraden, wie auch die Dornfalte an den Beinen, die Dornen an der Basis der äußeren und die Nebenhaken an der Basis der inneren Krallen bei *Parechiniscus Echiniscus* und *Pseudechiniscus* werden bei Erörterung der Extremitäten besprochen (vgl. S. 23—27, 30).

3. Epidermis

Als Matrix der Cuticula funktioniert die Epidermis, deren niedrige Zellen in der Körpermitte mehr rechteckig, in den lateralen Partien mehr polygonal gestaltet sind. Die Anordnung der Epidermiszellen in der Medianpartie des Rückens bei *Macrobiotus hufelandii* ist in Fig. 8A dargestellt. Es sind bei alten wie jungen, großen wie kleinen Tieren 24 hintereinander liegende Reihen von je zwei, im ganzen also

48 Zellen vorhanden. Die lateralen Grenzen dieser dorsalen Medianzellen liegen anders, als das früher angegeben worden ist (27, tab. 14, fig. 12; 109, tab. 20, fig. 1; 6, textfig. 4), außerhalb der beiden dor-

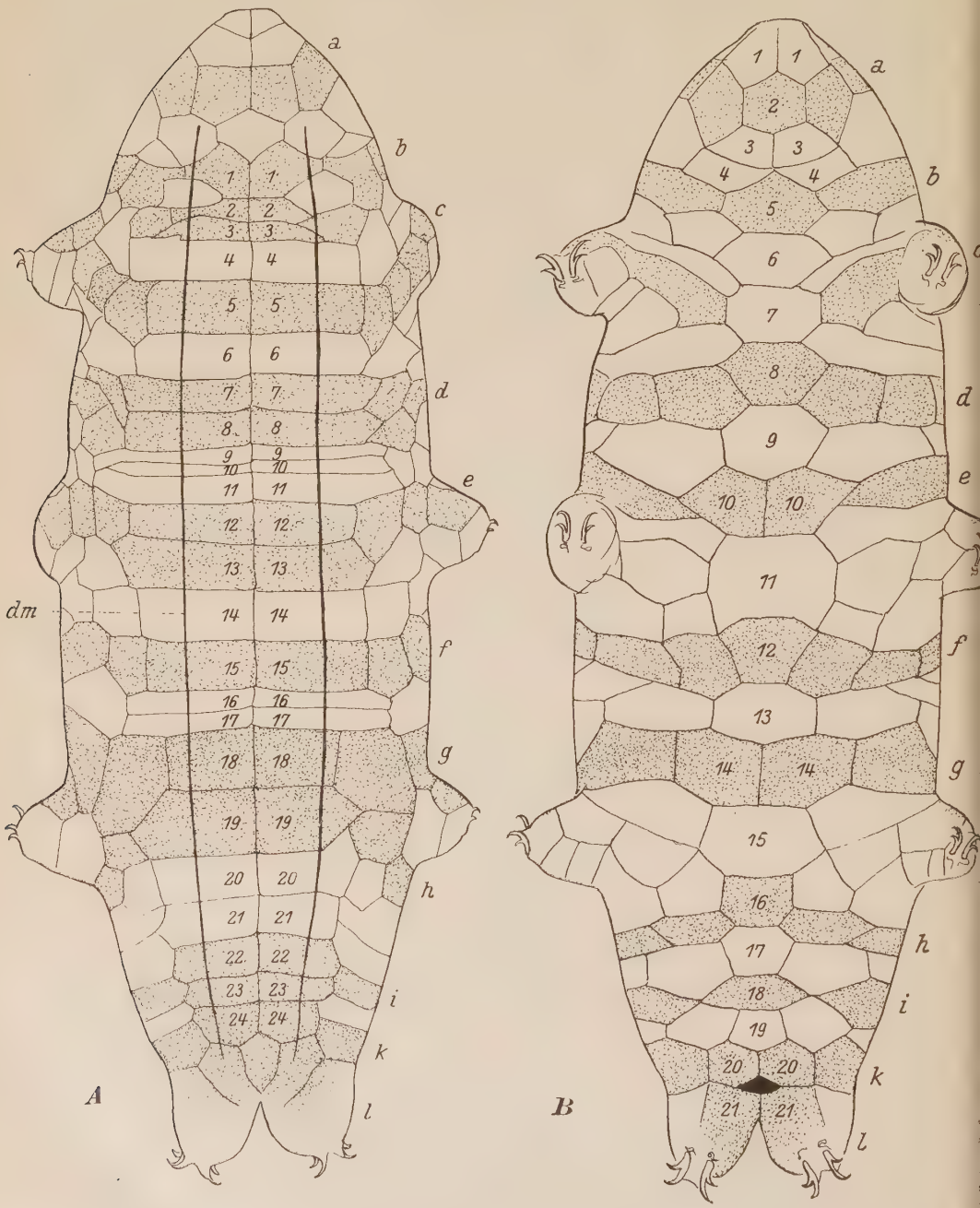


Fig. 8. Dorsal- (*A*) und Ventralansicht (*B*) von *Macrobiotus hufelandii*, nach Versilberung der Epidermiszellgrenzen. Die Zahlen bezeichnen die rostrocaudale Zellfolge, die Buchstaben *a*—*l* die Granulationszonen (punktiert). (Nach 78.)

salen Längsmuskeln. Die Mittelfläche der Bauchhaut (Fig. 8B) besteht, auch wieder bei Tieren beliebiger Größe und verschiedenen Alters übereinstimmend, aus 21 hintereinander liegenden Reihen, und zwar enthalten Reihe 1, 3, 4, 10, 14, 20, 21, im ganzen also 7 Reihen, je zwei Zellen, Reihe 2, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, im ganzen also 14 Reihen, je eine Zelle, so daß sich eine Gesamtzahl von 28 medianen, ventralen Epidermiszellen ergibt. Die lateralen Zellen der Rücken- und

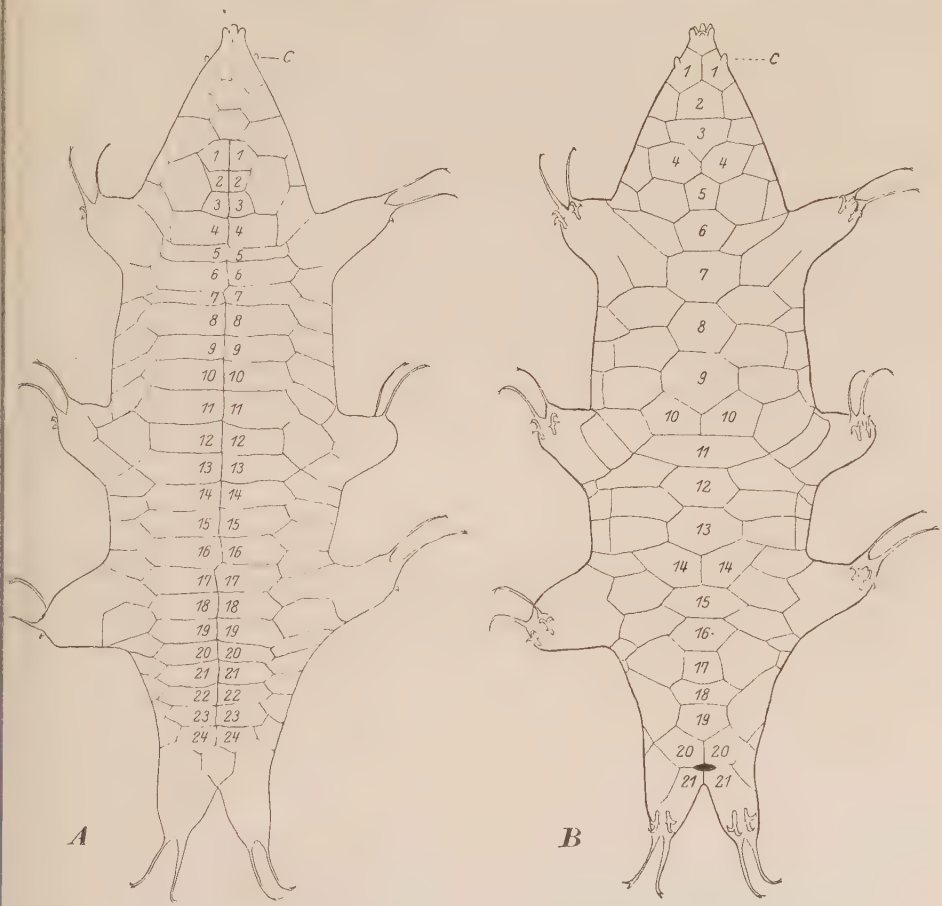


Fig. 9. Dorsal- (A) und Ventralansicht (B) von *Milnesium tardigradum*, nach Versilberung der Epidermiszellgrenzen. Zahlen wie in Fig. 8. (Nach 78.)

Bauchseite sind zwar in ihren Begrenzungen nicht überall sicher festzustellen und nicht genau zu zählen, jedoch können auch für sie die Figuren 8A und 8B als typisch gelten. Die Zellkonstanz der Epidermiszellen in der geschilderten Weise scheint für alle Arten der beiden Eutardigradengattungen *Macrobiotus* und *Hypsibius* zu gelten, wenn auch noch längst nicht sämtliche Species geprüft werden konnten. Bei der dritten, zur gleichen Ordnung gehörigen Gattung *Milnesium* (Fig. 9)

finden sich kleine Abweichungen. Die dorsale Mittelfläche hat zwar dieselben 24 Doppelreihen, aber die rostral vom ersten Zellenpaar gelegenen cephalen Zellen, die im einzelnen noch nicht gezählt wurden, haben, wie ein Vergleich der Figuren 8 und 9 lehrt, eine etwas andere Anordnung. Ventral ist bei *Milnesium*, bei gleicher Gesamtzahl der Reihen, die dritte nicht, wie bei *Macrobiotus* und *Hypsibius*, paarig, sondern unpaar, sodaß 6 paarige und 15 unpaare Reihen, insgesamt also 27 ventrale Medianzellen gegenüber 28 bei *Macrobiotus* und *Hypsibius*

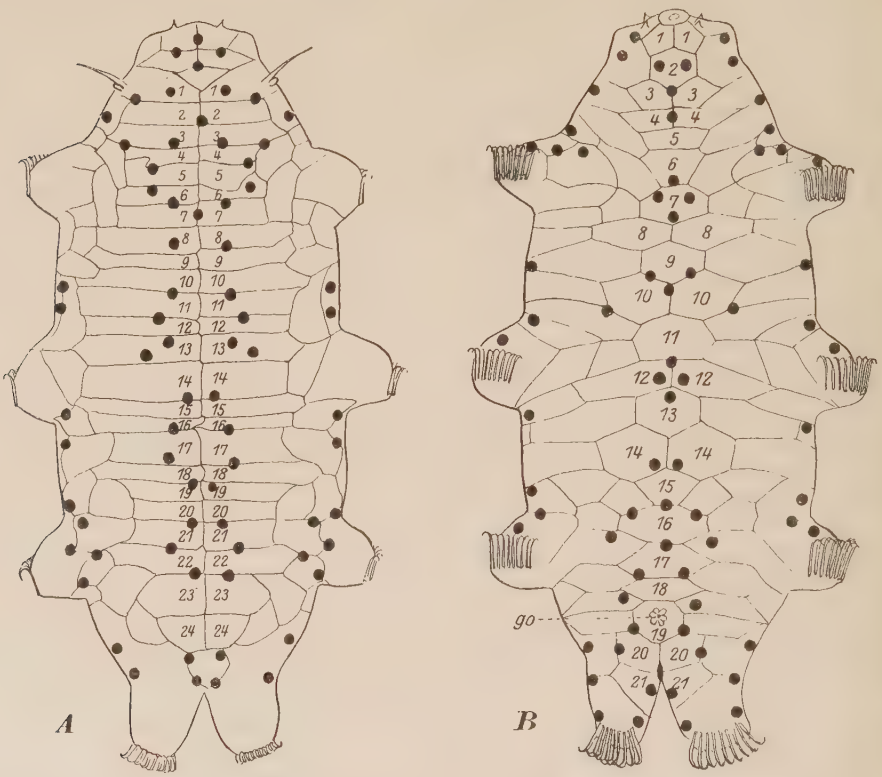


Fig. 10. Dorsal- (A) und Ventralansicht (B) von *Echiniscoides sigismundi*, nach Versilberung der Epidermiszellgrenzen. Die schwarzen Punkte stellen die Verteilung der Speicherzellen beim frisch geschlüpften Tier dar. (Nach 81.)

resultieren. Von Heterotardigraden ist bisher erst *Echiniscoides* (Fig. 10) auf die Zahl der Epidermiszellen untersucht worden. Die dorsalen Medianzellen stimmen völlig mit denen der Eutardigraden überein, es sind also insgesamt 48 in 24 Doppelreihen hintereinander liegende Zellen vorhanden. Ventral sind bei *Echiniscoides* auch wieder 21 Zellreihen, wie bei den Eutardigraden, ausgebildet, aber außer den sieben bei *Macrobiotus* und *Hypsibius* paarigen, sind noch zwei weitere, die achte und die zwölfte, paarig. Es ergeben sich also bei *Echiniscoides* neun paarige und zwölf unpaare Zellfolgen, insgesamt also 30 mediane ven-

trale Epidermiszellen, gegenüber den 28, beziehungsweise bei *Milnesium* 27 der Eutardigraden (78, p. 105).

Wie aus den Vergleichen verschieden großer Tiere mit gleicher oder fast gleicher Zellenzahl ersichtlich ist, schwankt die Zellgröße bei den Epidermiszellen innerhalb der Genera ganz beträchtlich. Das

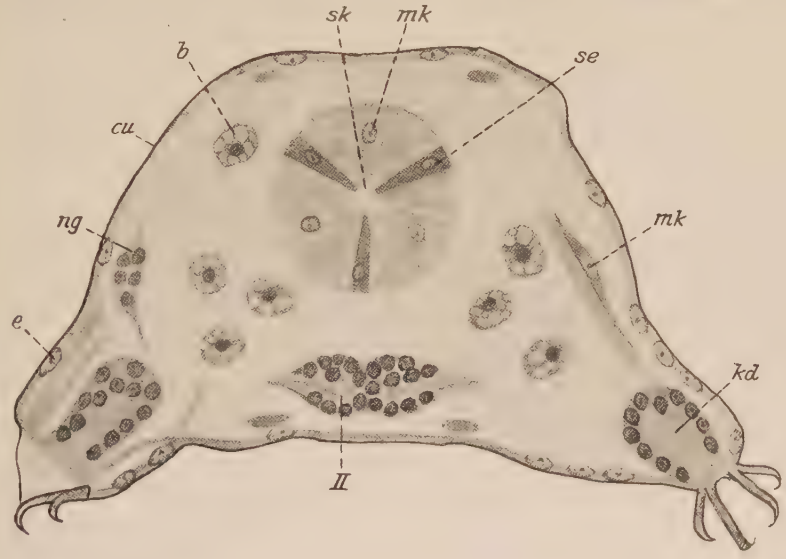
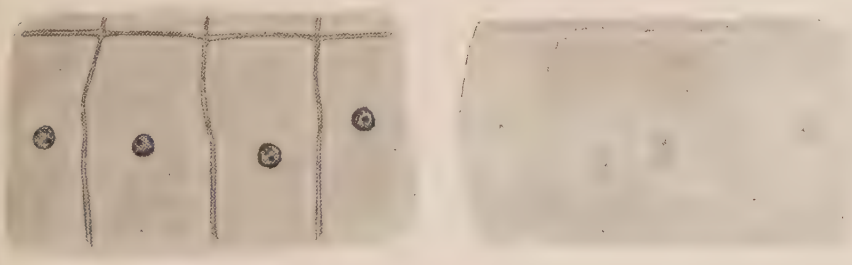


Fig. 11. Querschnitt von *Macrobiotus hufelandii* auf Höhe des ersten Bauchganglions und Beinpaares und des Schlundkopfes. Simplexstadium, erkennbar an Speicherzellen (*b*), Epidermis (e), Krallendrüsen (*kd*) und Schlundkopf (*sk*). Etwa 800 : 1. (Nach 78.)

Gleiche ist auch an verschiedenen Körperstellen eines *Macrobiotus hufelandii*-Individuums zu sehen, denn in den Extremitäten sind die Zellen bedeutend kleiner als auf der Rücken- oder Bauchfläche (Fig. 11). Die Zellgrenzen sind auf Querschnitten im allgemeinen kaum zu erkennen, am deutlichsten sind sie auf Flachschnitten solcher Tiere zu sehen, die sich vor kurzem gehäutet haben, also von der nächsten Häutung maximal entfernt sind (Fig. 12A). Wenn die Epidermiszellen



A *B*

Fig. 12. Flachschnitte durch die dorsale Epidermis von *Macrobiotus hufelandii*. A Ruhestadium nach vollendeter Häutung; B Stadium mit beginnender Sekretion der neuen Cuticula vor der Häutung. Etwa 1000 : 1. (Nach 78.)

die neue Cuticula zu sezernieren beginnen, werden ihre Zellgrenzen undeutlicher (Fig. 12B). Ebenso ist an Veränderungen der Kerne zu erkennen, ob die Zellen nach erfolgter Häutung ruhen oder in Vorbereitung auf die nächste sekretorisch tätig sind. In der ruhenden Zelle ist der Kern kugelig, sein Nucleolus klein und die Kernmembran deutlich, während bei der sezernierenden Zelle der Kern größer wird und sich unregelmäßig in die Länge streckt. Der Nucleolus ist oft das einzige, was vom Kern zu sehen ist, da die Kernmembran nur verschwommen, wie teilweise aufgelöst erscheint. Vakuolen im Plasma sind nicht etwas Normales, sondern Senilitäts- oder Depressionserscheinungen (77, p. 348, 351).

Bei *Hypsibius* und *Milnesium* stimmen die Epidermiszellen im Aussehen mit denen von *Macrobiotus* überein, nur sind die Zellen, entsprechend der bei *Milnesium* oft etwas dickeren Cuticula, auch manchmal bei dieser Form etwas dicker (vgl. Fig. 56). Ebenso zeigt sich eine Korrelation zwischen der Dicke der Cuticula und der der Epidermiszellen bei *Echiniscus*, dessen Zellen besonders plasmareich sind (vgl. Fig. 55). Im Gegensatz dazu besitzen die dünn cuticularisierten Meeresformen, *Echiniscoides*, *Tetrakentron* und *Batillipes* so dünne Epidermiszellen, daß jeder Kern eine einwärts gerichtete Ausbuchtung der zugehörigen Zelle bedingt (Fig. 39, 46, 52). Besonders klein sind alle somatischen Zellen bei *Batillipes*, dessen Zellkonstanz der Epidermis übrigens noch nicht untersucht ist.

Ablagerungen von vitalen Farbstoffen, namentlich Trypanblau und Neutralrot, erweisen, daß den Epidermiszellen außer der Sezernierung der Cuticula noch eine zweite Funktion, die Speicherung von Stoffwechselabbauprodukten zukommt (77, p. 348ff.). Die bei Vitalfärbungen Farbpartikel aufnehmenden Epidermiszellen sind bei *Macrobiotus hufelandii* in etwa neun (auf der Dorsalseite gezählt) ringförmig den ganzen Körper und die Außenseite der Beine umziehenden Bändern angeordnet; die Zellgrenzen und die Begrenzungen der Farbzonen stimmen überein, sodaß eine Zelle entweder vollständig von Farbkörnchen erfüllt oder ganz davon frei ist (vgl. Fig. 8). Über die geringfügige Excernierung der Farbe seitens der Epidermiszellen wird bei der Exkretion (vgl. S. 148) gesprochen werden, hier interessiert zunächst die dem experimentellen Befund entsprechende, normale Morphologie der elektiv sich färbenden Zonen. Die Zellen dieser Bezirke besitzen bei der genannten Species im auffallenden Licht weiße, im durchfallenden dunkle Granula. Bei *Hypsibius oberhaeuseri*, dessen Jungtiere hyalin im durchfallenden Licht und im auffallenden weiß sind, bilden sich im Laufe des Individuallebens dunkelbraune Zonen aus; auch andere Arten der Gattungen *Macrobiotus* (zum Beispiel auch *Macrobiotus hufelandii*) und *Hypsibius* zeigen rotbraune bis braunschwarze Alterspigmente in den Epidermiszellen, bald in deutlich

abgesetzten Transversalbändern, bald in allgemeinerer Verbreitung. Auch bei *Milnesium* sind von der rosa Gesamtfärbung (vgl. S. 21) wohl zu unterscheidende, anfangs gelblichbraune, im Alter tief dunkelbraune, in den Epidermiszellen abgelagerte Pigmente als Abbauprodukte des Stoffwechsels anzusprechen. Erst beim Zerfall der Epidermiszellen, also beim normalen Alterstod, werden die Pigmente frei und führen dann bei manchen Arten zu einer violetten Verfärbung der Cuticula.

Bei der später noch ausführlich zu erörternden Eintrocknung der Eutardigraden kommen diese, die Exkretkörnchen enthaltenden Zonen nach außen zu liegen, während die körnchenfreien Partien eingefaltet werden (7, p. 520). Das wurde (l. c.; 6, p. 644) als Analogie zu den Verhältnissen bei den Echiniscen angesehen, die sich oft beim Eintrocknen ventral einkrümmen (76, p. 494), wobei die Platten des Panzers dorsal aneinander schließen. Weniger ein zweckmäßiger, als ein ursächlicher Zusammenhang dürfte bestehen zwischen der Ausbildung der Platten und der Körnchenzonen einerseits und dem Eintrocknungsmodus andererseits. Gewiß scheint die besondere Dicke der Cuticula bei den Echiniscen diesen das Vorkommen an besonders ariden Lokalitäten (vgl. S. 228) zu erleichtern, aber einen besonderen Schutz für die Eintrocknung in den Platten zu sehen, wird dadurch erschwert, daß sie bei vielen *Echiniscus*-Arten nur sehr schwach entwickelt sind, und gerade die als besonders widerstandsfähig geltenden Tardigraden ungepanzerte Eutardigraden sind (vgl. S. 186, 233). Schwer vorstellbar ist auch ein mechanischer Schutz der Eutardigraden im eingetrockneten Zustand durch die nach außen liegenden Körnchenzonen. Einer phylogenetischen Verknüpfung der Körnchen mit Skulpturierungen der Cuticula, wie solche in der *Hypsibius ornatus*-Gruppe vorkommen (6, p. 644), steht entgegen, daß die Körnchen Stoffwechselabbauprodukte, Exkretpartikel in der Epidermis und die Skulpturbildungen rein cuticular sind, auch finden sich bei den Species der genannten Gruppe von regelmäßigen Transversalreihen alle Übergänge zu regellos auf der gesamten Dorsalfläche verteilten Skulpturen. *Hypsibius oberhaeuseri*, bei dem die Alterspigmente besonders deutlich in den Epidermiszellen zu sehen sind, hat übrigens ganz unabhängig davon fast stets eine granulierte Cuticula [forma *granulatus* (Richt.) 153, p. 8]. Die Möglichkeit, daß der Körnchenbelag das Ergebnis einer Einwirkung der feuchtigkeitsarmen Luft auf die im Trockenzustand befindlichen Zellen ist (7, p. 521), ist auszuschließen, da bei jugendlichen *Hypsibius oberhaeuseri* in Kulturen, die dauernd feucht gehalten waren, die Bildung der Pigmentzonen beginnt.

Baumann's Befund, daß bei der Eintrocknung von *Macrobiotus* die Körnchenzonen nach außen zu liegen kommen (7, p. 520), ist zu bestätigen und auf *Hypsibius* und *Milnesium* zu erweitern. Der Zu-

sammenhang zwischen diesem Faltungsmodus und der Bildung der Zonen ist jedoch nur so zu denken, daß bestimmte Bedingungen vorhanden sind, die erstens die Ablagerung der Exkrete auf bestimmte Zonen beschränken und zweitens die Einfaltung nur der körnchenfreien Zonen ermöglichen. Diese Bedingungen sind wahrscheinlich die von Plate (109, p. 492) erkannten, in der Anordnung der Muskulatur gegebenen. Da nur die Epidermispartien in der Umgebung der Muskelinsertionen bei Kontraktion der Muskeln eingezogen werden, falten sich auch bei der Eintrocknung nur bestimmte Zonen ein. Es ist vorstellbar, daß die bei jeder Bewegung des Tieres durch die Kontraktion der Muskeln in ihrer Form veränderten Epidermiszellen in der Umgebung der Muskelinsertionen für die Aufnahme und Speicherung der Exkrete weniger geeignet sind als die zwischen den Muskelansätzen gelegenen Zellstreifen. Es sind auch gewisse Tatsachen dafür anzuführen, daß tatsächlich in der Umgebung der Muskelansätze Exkrete nicht so intensiv abgelagert werden, wie in den muskelfreien Partien. So sieht man bei *Hypsibius oberhaeuseri* (Fig. 347 A), namentlich über den Insertionen der dorsalen Längsmuskeln, Unterbrechungen der transversalen Pigmentbänder, und bei *Macrobiotus hufelandii* fallen an der Ventralseite die körnchenfreien Transversalzonen mit den Ursprungsstellen der Muskeln zusammen. Indessen muß zugegeben werden, daß die Kausalität der Exkretspeicherung in den Epidermiszellen bestimmter Zonen und deren Lage nach außen beim Eintrocknen mit den vorstehenden Bemerkungen noch nicht ausreichend geklärt ist.

In der Speicherung von Nahrungsstoffen liegt eine dritte Funktion der Epidermiszellen, die allerdings in ihrer Bedeutung als Reservestoffträger hinter den in der Leibeshöhle flottierenden Speicherzellen (vgl. S. 46) und freien Reservestoffanhäufungen (vgl. S. 48) zurückstehen. In Kulturen oder im Freien unter guten Ernährungsverhältnissen lebende Tiere sind fast ganz undurchsichtig, hungernde dagegen werden hyalin, sofern nicht bereits zu viele Exkretpartikel und Alterspigmente in den Epidermiszellen liegen. Jungtiere, bei denen die Exkretablagerung in den Epidermiszellen erst anfängt, zeigen besonders deutlich, daß auch Nahrungsstoffe, die in Hungerzeiten aufgezehrt werden, in den Zellen der Epidermis gespeichert werden. Lipoide sind, nach Färbeversuchen (77, p. 350) zu urteilen, diese Reservestoffe nicht, und nach ihrer Form sind sie von Exkretkörnchen nicht zu unterscheiden, sondern lediglich an ihrer Reduktion bei Nahrungsmangel oder daran zu erkennen, daß sie sich postmortal alsbald auflösen, während die Alterspigmente, die Stoffwechselschlacken, erst mit Zerfall der Epidermiszellen frei werden und zerfallen. Freilich ist dieser letzte Unterschied noch nicht sicher festgestellt; bei Arten, die im Alter stark pigmentiert sind, wie *Hypsibius oberhaeuseri* stets, *Macrobiotus hufelandii* oft, ist von den epidermoidalen Nahrungseinschlüssen nichts zu erkennen,

und bei Arten, die undurchsichtige, weiße, postmortal zum Teil sofort sich auflösende Zelleinlagerungen besitzen (77, p. 350), kann nicht entschieden werden, ob die betreffenden Granula Exkretpartikel oder gespeicherte Nahrung sind.

4. Färbung (vgl. die Tafel am Schluß des Bandes)

Keineswegs alle bei Tardigraden vorkommenden Färbungen sind als Alterspigmente zu bezeichnen. Als solche haben vielmehr nur im Laufe des Individuallebens sich verstärkende Epidermiseinlagerungen zu gelten. Die gelblich-grünlich bis braune, vor der Defäkation schwarzbraune Farbe des Darminhaltes stammt von der aufgenommenen Nahrung. Bei *Macrobiotus islandicus*, *Hypsibius dujardini* und *H. arcticus* sind indigoblaue Mitteldarmzellen beobachtet worden (Literatur in: 78, p. 119); auch bei anderen Arten, z. B. bei *Hypsibius evelinae* fand ich ähnliche Farben des Mitteldarminhalts und der Mitteldarmzellen. Auf die Nahrung geht auch die Farbe der Speicherzellen zurück; die Luteïn enthaltenden Speicherzellen des *Macrobiotus coronifer* sind leuchtend gelb (140, p. 498), während sie sonst bei den Eutardigraden meist farblos sind und nur gelegentlich ähnliche Farben zeigen wie der Darminhalt. Bei Echiniscen und Pseudechiniscen sind die Speicherzellen wenig zahlreich; bei den Arten dieser Genera enthalten vorzugsweise die großen, in der Leibeshöhle flottierenden Nahrungskugeln den carotinartigen[1]), ziegelroten oder auch braungelben (vgl. *Echiniscus merokensis*: 78, p. 119) und gelben (vgl. *Echiniscus sylvanus*: 96, p. 160) Farbstoff; es gibt indessen auch farblose Echiniscen, wie den im auffallenden Licht weißen, im durchfallenden hyalinen bis grauen *Echiniscus parvulus* und andere. Auch in die Epidermis und in die Cuticula kann die Farbe bei Hetero- wie Eutardigraden übergehen, sodaß die bei der Häutung abgeworfene Cuticula noch rosa oder violett aussieht. Namentlich bei den Echiniscen ist die Lokalisation der Farbe je nach der Species verschieden, so hat *Echiniscus viridis* (96, p. 152) olivengrüne Platten mit dunkler grünen Flecken darauf, während das Körperinnere wie bei den meisten Echiniscen ziegelrot ist. Bei *Milnesium* ist die hell rosarote Farbe — die zu unterscheiden ist von dem im auffallenden Licht hellbraunen Alterspigment in den Epidermiszellen — in dem gesamten Plasma vorhanden, ohne an besondere Körnchen

[1]) Nach E. Dobers, der in seiner Dissertation über die Biologie der Bdelloidea die Bedeutung der Carotinoide ausführlich erörtert (Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr., Suppl. zu vol. 7, 1915, p. 50—59), haben die Carotinoide bei Rotatorien in erster Linie die Bedeutung von Reservestoffen, die nach einer Trockenperiode eine intensive Eierproduktion ermöglichen (vgl. S. 192, 231), in zweiter Linie die Bedeutung eines Kälteschutzes. Für Tardigraden liegen noch keine Spezialuntersuchungen über die chemische Beschaffenheit und die Funktion der Carotinoide vor, die namentlich bei den Echiniscen und Pseudechiniscen, und zwar im Gebirge wie in der Ebene vorkommen.

gebunden zu sein. Die Farbe der Tardigradeneier ist im allgemeinen dieselbe wie bei den artzugehörigen Tieren.

Die rote Färbung der Leibeshöhlenflüssigkeit bei *Hypsibius megalonyx* (186, p. 502) sowie die hellgelblich bis blaßrosa aussehende bei *Echiniscoides sigismundi* (76, p. 520) könnte, wenigstens bei den Hypsibien, nach den freilich nicht abschließenden Angaben der Beobachterin zu urteilen, eine Alterserscheinung sein. Alle nicht pigmentierten Tardigradenspecies, die in der Literatur als hyalin oder grau bezeichnet werden, sind im auffallenden Licht weiß. Eine Anzahl von Tardigraden mit ihrer natürlichen Färbung in auffallendem Licht zeigt die Tafel am Schluß dieses Bandes.

Wo bei den Echiniscen und Pseudechiniscen Augenpigment vorkommt, ist es meist ziegelrot, so auch bei dem im übrigen weißen *Echiniscus parvulus*; bei *Echiniscus muscicola*, *Pseudechiniscus suillus* und anderen ist es schwarz. Wo es bei den Eutardigraden vorkommt, ist es überall schwarz.

Nicht nur Alter und Ernährung, sondern auch Umweltsbedingungen beeinflussen die Färbung der Tardigraden. Als Beispiele für die pigmentfördernde Wirkung des Lichtes wird *Macrobiotus furciger* genannt, der im Moos hyalin und im Plankton eines antarktischen Sees braun gebändert auftrat (153, p. 6). Auch für *Hypsibius oberhaeuseri* und *Milnesium tardigradum*, die je nach der Lage des Fundortes von hellroter bis zu dunkelbrauner Färbung gefunden wurden (56, p. 71), betont Heinis die Abhängigkeit der Intensität der Farbe von der Intensität des Lichtes und gibt an, daß bei vielen Tardigradenspecies die Stücke aus Dachmoosen fast stets stärker pigmentiert sind als in beschatteten Waldmoosen (vgl. S. 231). Auch Rahm hat in höheren Lagen mit intensiverer Insolation stärker pigmentierte *Hypsibius oberhaeuseri* gefunden, als in tieferen, schattigeren Gebieten (120, p. 10).

5. Extremitäten

Die vier Paar Extremitäten der Tardigraden sind lateroventral vom Körper ausgehende, röhrenförmige Fortsetzungen des Körpers; die drei ersten Paare sitzen an den beiden Längsseiten und weisen rostral- und lateralwärts, das letzte Paar sitzt da, wo die Längsseiten in die kurze Caudalseite übergehen und weist laterocaudalwärts. Im allgemeinen stehen die Extremitäten, wenigstens die drei lateralen Paare, so schräg zur Frontalebene oder sogar fast in Sagittalebenen des Tieres, daß sie den Körper, vom Substrat abgehoben, stützend tragen. Das Extrem in dieser Richtung des hochbeinigen Stelzens stellen die Echiniscen und Pseudechiniscen dar, vielleicht in Korrelation mit der in ihrer Panzerung angedeuteten Ausbildung eines Exoskeletts. Dagegen sind bei *Tetrakentron* die Extremitäten mehr flach vom Körper weggestreckt, so daß bei dieser Form die Ventralseite des Körpers

auch bei der Lokomotion das Substrat berühren dürfte (vgl. Fig. 13). Die Tardigradenextremität besteht aus der rein cuticularen Extremitätenendigung und dem Stamm, der von Cuticula bedeckt und von Epidermis ausgekleidet ist und Extremitätenmuskeln sowie Extremitätendrüse enthält.

Die Extremitätenendigung der Tardigraden (das podiale Terminalorgan: 184, p. 210) ist zu verstehen als ein am distalen Teil des Beines überstehender cuticularer Saum. Dieser ist bei allen Gattungen in einzelne Lappen aufgelöst, und zwar sind diese Lappen als Zehen oder als Krallen ausgebildet. Unter Zehen versteht man bei den Tardigraden cuticulare Röhren, die gemeinsam vom distalen Beinabschnitt entspringen, von dort aus aber divergieren, also etwa wie die Zehen eines Primaten bis zum Grunde voneinander getrennt sind.

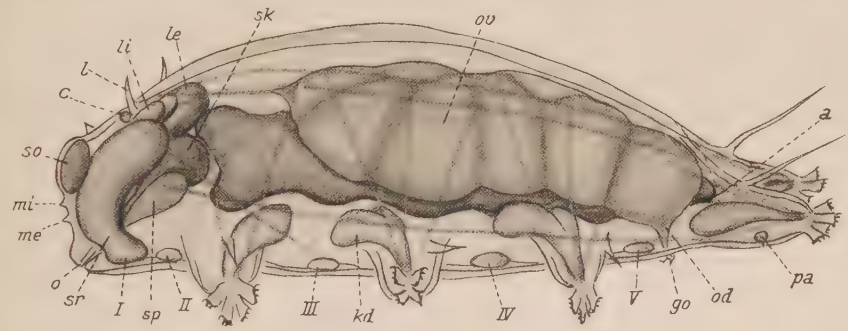


Fig. 13. Lateralansicht eines *Tetrakentron synaptae*-♀. Zur Orientierung in der Anatomie des Kopfes: *le* rechter äußerer, *li* linker innerer Gehirnlappen. Etwa 700 : 1. (Nach 78.)

Derartige Zehen besitzen die Arthrotardigraden, und zwar sind Zahl und Gestalt der Endigungen bei den einzelnen Gattungen verschieden. So finden sich bei *Batillipes* 6 Zehen (Fig. 14), von denen eine am dritten und namentlich am zweiten Beinpaar so kurz ist, daß sie leicht übersehen werden kann. Die vier mittleren Zehen sind verschieden lang und sitzen in zwei Reihen, und zwar entspringen die beiden äußeren, längeren mehr dorsal, die beiden inneren, kürzeren ventral. Terminal ist jede Zehe zu einem schaufelförmigen Haftlappen erweitert; jeder Haftlappen ist dorsal mit einer nicht ganz bis zum Außenrande reichenden, rippenartigen Medianverstärkung versehen. Aus der Art des Festhaftens dieser Lappen und anderen Erscheinungen wurde vermutet, daß die Basalseite der Lappen durch ein Sekret, das nur von den Extremitätendrüsen stammen kann, klebrig gehalten wird (76, p. 527ff.). Während bei den kurzen Extremitätenendigungen der Tardigraden, den Krallen, Bänder eine aktive Bewegung der Extremitätenendigungen ermöglichen können (vgl. S. 30—31), sind die langen Extremitätenendigungen, die Zehen, wenigstens bei *Batillipes*, nicht von Muskeln oder Bändern durchzogen. Wenn bei *Batillipes* gelegentlich einzelne

Haftlappen vom Substrat hochklappen und sich dann wieder anschmiegen, so sind hierfür nicht Kontraktionen von Muskeln der Zehen die Ursache, sondern Veränderungen im Binnendruck des Tieres infolge der Kontraktion anderer Muskeln oder Bewegungen des umgebenden Wassers. *Bathyechiniscus* und *Tetrakentron* besitzen vier Zehen, von denen jede mit einer dreihakigen Leiste endet. Für *Bathyechiniscus*

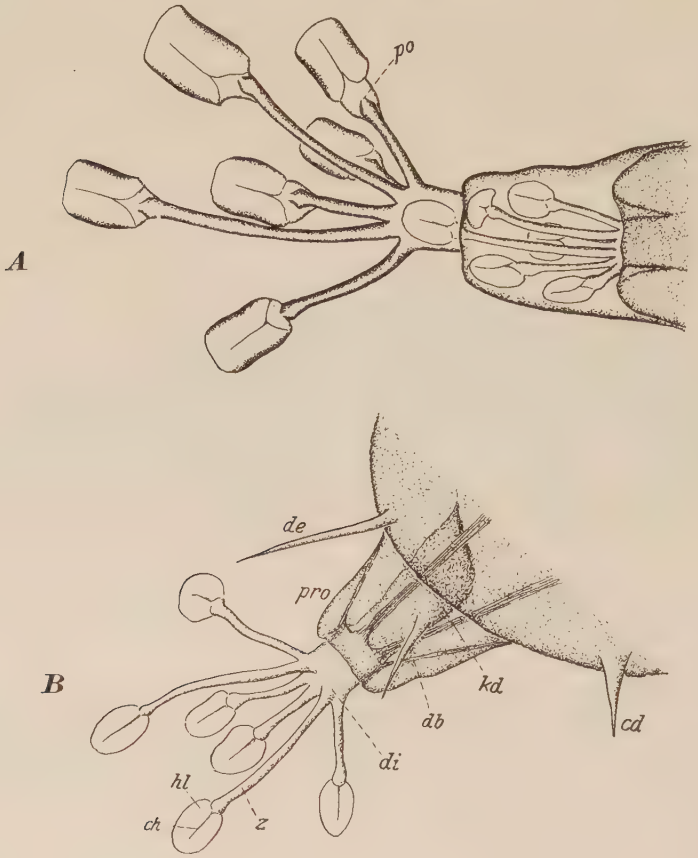


Fig. 14. Dorsalansicht der Beine von *Batillipes mirus*; A erstes linkes, unmittelbar vor Auskriechen aus der alten Cuticula; B letztes linkes, der mittlere Beinabschnitt ist in den proximalen eingezogen. Etwa 500 : 1. (Nach 76.)

(Fig. 135), von dem erst ein dürftig erhaltenes Individuum vorliegt, werden zwar vier Haken angegeben (181, p. 481), aber es scheint, daß der Leistenrand selber als Haken mitgezählt worden ist. Mit seinen insgesamt 96 Krallenhaken erreicht das epökische *Tetrakentron* (vgl. Fig. 13) eine so innige Verfestigung an sein Substrat, wie keine andere Tardigradenart. Der noch nachuntersuchungsbedürftige *Halechiniscus* (Fig. 136) weist an jeder Extremität vier Zehen auf, jede mit einer halb unterständigen Kralle. Die auf Grund der Morphologie des Stammes

der Extremität früher zu den Arthrotardigraden gerechnete (76, p. 546) *Oreella* (Fig. 138) kann nicht mehr zu den zehentragenden Formen gezählt werden, vielmehr sitzen hier an jeder Extremität vier durch eine Zwischenkrallenhaut verbundene Krallen, und es ist danach wohl besser, sie mit THULIN (184, p. 211) bei den Echiniscoidea einzureihen.

Bei dieser die Genera *Oreella*, *Echiniscoides*, *Parechiniscus*, *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* umfassenden Unterordnung sind die podialen Terminalorgane Krallen, die an kleinen cuticularen Aussackungen am Distalende des Extremitätenstammes, den Zehenpapillen (184, p. 210), festsitzen (Fig. 15, *kh*). Die Zehenpapillen sind basal voneinander getrennt wie die Zehen der Arthrotardigraden und sind diesen homolog. Da jede Zehenpapille ihrer Kralle, ähnlich wie etwa die Haut des „halbgehefteten Stelzfußes" der Vögel den Zehen, folgt, spricht man von der Gesamtheit der Zehenpapillen als der Zwischenkrallenhaut, die dann der Gesamtheit der Zehen der Arthrotardigraden homolog wäre. Bei *Parechiniscus* und *Pseudechiniscus*, von einer zweifelhaften Angabe für *Pseudechiniscus islandicus* (142, p. 374) abgesehen, sind die beiden äußeren Krallen glatt; bei mehreren *Echiniscus*-Arten tragen sie basal einen geraden, gegen die Krallenspitze hin gerichteten Dorn, der oft erst bei den letzten Häutungen, also bei voll erwachsenen Tieren (vgl. Fig. 5, *h*) auftritt. *Parechiniscus chitonides* CUÉN. (21), die bisher einzige Art dieser Gattung, sowie die Mehrzahl der Echiniscen und Pseudechiniscen besitzen an den beiden Innenkrallen basal je einen gekrümmten Nebenhaken (Fig. 5, *n*). Jugendliche, zweikrallige Individuen („Larven" der älteren Autoren, vgl. 76, p. 488) zeigen meist gleichfalls die Nebenhaken, woraus sich ergibt, daß die beiden Innenkrallen ausgewachsener Stücke den Krallen der Jungtiere homolog sind. Vielleicht sind die Nebenhaken an den Krallen der moosbewohnenden Echiniscoiden, deren adulte Individuen vier Krallen besitzen, aufzufassen als Rudimente weiterer Krallen, wie sie die marine Form dieser Unterordnung, *Echiniscoides sigismundi*, besitzt. Die als Verfestigungsmittel an das Substrat, Algen, namentlich *Enteromorpha*, in der Brandungszone stark beanspruchte Extremitätenendigung dieser Species besteht aus starken, gekrümmten, glatten Krallen, und zwar sind bei Jungtieren 5 bis 7, bei Erwachsenen bis zu 11, meist 9, an jedem Bein vorhanden (Fig. 16). Es wurde beobachtet, daß die sehr spitzigen und gekrümmten Krallen dieser Art in die Algen eindringen (76, p. 502). Arthrotardigrada und Echiniscoidea, diese beiden Unterordnungen der ersten Ordnung der Tardigraden, der Heterotardigrada, haben als gemeinsames Merkmal die Gleichartigkeit des Baues der einzelnen Extremitätenendigungen untereinander, wobei man von der

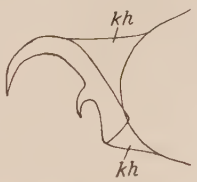


Fig. 15. Innere Kralle eines Beines von *Echiniscus*, *kh* die Zehenpapillen. (Nach 184.)

unwesentlichen Verschiedenheit in der Länge der Zehen bei *Batillipes* und *Tetrakentron* absehen kann. Die Arthrotardigrada, also *Batillipes*, *Bathyechiniscus*, *Tetrakentron*, *Halechiniscus* zeigen homodactyle, die Echiniscoidea homonyche Extremitätenendigungen.

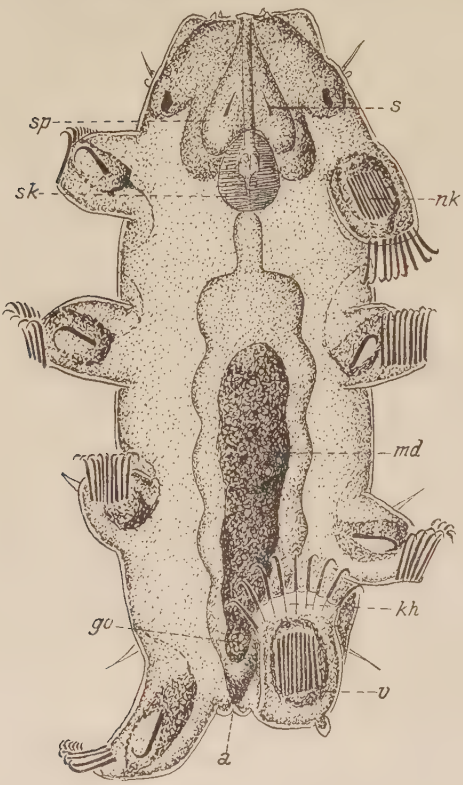


Fig. 16. Simplexstadium von *Echiniscoides sigismundi*. *sp* Munddrüse bei Neubildung der Stilette (*s*); *md* Mitteldarm mit kollabiertem Darminhalt; *v* Vakuole der Krallendrüse bei Neubildung der Krallen (*nk*). Etwa 500 : 1. (Nach 76, verändert.)

Ihnen gegenüber steht die zweite Ordnung der Tardigraden, die Eutardigrada, mit heteronycher Extremitätenendigung. In dieser Gruppe ist der Übergang von der Gleichförmigkeit zur Verschiedenheit der Krallen untereinander deutlich zu verfolgen (vgl. Fig. 17). Bei manchen jungen Macrobioten (*hufelandii*, *coronifer*, *intermedius* u. a.) sind die vier Krallen ziemlich weit, freilich nicht bis zum Grunde getrennt, nur eine kurze gemeinsame Basis vereinigt je zwei von ihnen. Ein gradueller Unterschied hinsichtlich des Zusammenhanges der beiden Krallen oder Krallenäste bei Jungtieren und Erwachsenen besteht zweifellos, obwohl Thulin (184, p. 226) ihn in Abrede stellt (vgl. Fig. 17 B und C). Bei älteren Stücken geht diese Vereinigung weiter, sodaß zwei Krallen (vgl. S. 398), wie die Systematiker das nennen (183, p. 25, 46) zustande kommen, von denen jede aus einem Haupt- und

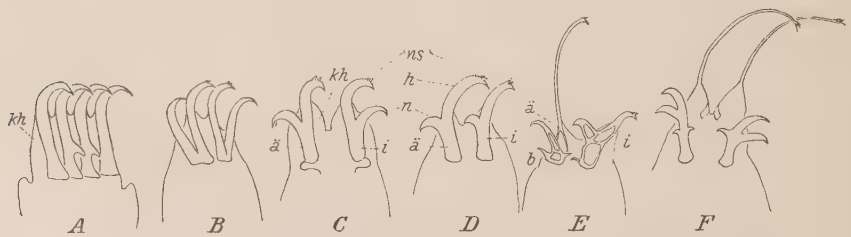


Fig. 17. Krallen des rechten vierten Beines von *Echiniscus blumi* (A), *Macrobiotus hufelandii*, jung (B), erwachsen (C), *Hypsibius ornatus* (D), *Hypsibius convergens* (E), *Milnesium tardigradum* (F); *ä* äußere Krallen; *b* Krallenbasis; *h* Hauptast; *i* innere Kralle; *kh* Krallenhaut; *n* Nebenast; *ns* Nebenspitzen des Hauptastes. (Nach 78.)

einem Nebenast mit gemeinsamer Basalpartie besteht. Mit dem Rücken des Basalabschnittes und des proximalen Teiles des Hauptastes sitzt die Eutardigradenkralle, worunter also Hauptast + Nebenast + Basalpartie zu verstehen sind, an einer Zehenpapille, die namentlich in der proximalen Dorsalpartie des Hauptastes deutlich ist und vielfach als Krallenhaut bezeichnet wurde (Fig. 17C, *kh*). Der Nebenast hat keine Verbindung mit der Zehenpapille, sondern ragt frei heraus. Die größeren Äste, die Hauptäste, beider Krallen tragen bei allen Eutardigraden (184, p. 227) jeder zwei Nebenspitzen, welche die Ausläufer einer bei den Hauptästen der meisten Eutardigraden nachweisbaren Krallenrückenleiste sind. Die Größe der Äste und der Nebenspitzen, die Art der Vereinigung von Haupt- und Nebenast sind wichtig für die Speciesunterscheidung, ebenso das Auftreten und die Ausbildung der Lunula. Das ist eine bei vielen Arten der Gattung *Macrobiotus* an der Basis jeder Kralle sitzende ringförmige Verdickung der Cuticula, die bisweilen mit Falten oder mit Dornen versehen ist (vgl. Fig. 283C, 284C). Die Extremitätenendigung bei *Macrobiotus* besteht also aus zwei Doppelkrallen oder kurz Krallen, der vorderen oder inneren und der hinteren oder äußeren. Der Hauptast der vorderen oder inneren Kralle steht caudalwärts von seinem zugehörigen Nebenast; der Hauptast der hinteren oder äußeren Kralle rostralwärts von seinem zugehörigen Nebenast, sodaß die Nebenäste beider Krallen die innenstehenden Hauptäste flankieren.

Ob man besser mit Thulin (183, p. 54) die beiden je aus zwei Elementen bestehenden Krallen der Macrobioten mit den beiden je einen Nebenhaken besitzenden Krallen junger Echiniscen homologisieren und die Doppelhaken der Eutardigraden als zweiästige Krallen bezeichnen wird (184, p. 227) oder auf die bei jugendlichen Macrobioten weiter als bei den Erwachsenen getrennten vier Krallen hinweisen und diese mit den vier Krallen erwachsener Echiniscen vergleichen wird, bleibe dahingestellt. Unter Berücksichtigung des bei allen Eutardigraden vorhandenen Unterschiedes in der Größe von Haupt- und Nebenast, der nur bei dem Hauptast sich findenden Nebenspitzen und Verbindung mit der Zehenpapille (184, p. 226) wird es vielleicht richtiger sein, den Nebenast nicht als ehemals selbständige Kralle, sondern als Nebenhaken der inneren *Echiniscus*-Kralle aufzufassen und die Eutardigraden als Tardigraden mit zwei zweiästigen Krallen den adulten Stücken der Echiniscoiden (exkl. *Echiniscoides*) mit zwei zweiästigen und zwei einästigen Krallen an jedem Bein gegenüberzustellen.

Bei den meisten Macrobioten sind die beiden Krallenpaare eines Beines gleich groß, nur bei wenigen Species, *Macrobiotus polaris*, *orcadensis*, *hufelandioides* u. a., ist die hintere, äußere Kralle größer als die vordere, innere. Diese Ungleichheit ist bei *Hypsibius* die Regel, nur wenige Arten [*Hypsibius ornatus* (Fig. 17D) und einige andere] machen davon eine

Ausnahme. Bei *Hypsibius* steht der Hauptast jeder Kralle, der der vorderen oder inneren, wie der der hinteren oder äußeren rostralwärts vom Nebenast, sodaß die Haupt- und Nebenäste der beiden Krallen eines Beines alternieren. Außerdem ist, wie gesagt, die hintere Kralle bei fast allen Arten größer als die vordere. Namentlich der Hauptast der hinteren Kralle, für den THULIN die neue Bezeichnung Terminalkralle verwendet (184, p. 228), ist bei vielen Species exzessiv verlängert und oft fadenförmig dünn (vgl. Fig. 17E). Schon die oft schwachen, geraden oder sanft geschwungenen Hauptäste der Macrobiotenkralle sind in keiner Weise imstande, etwa wie die derben, kurz gekrümmten Haken des *Echiniscoides* sich fest an das Substrat zu klammern oder gar in dieses einzukrallen. Vollends der dünne, nur terminal ganz kurz gekrümmte, häkelnadelartige Hauptast der hinteren *Hypsibius*-Kralle (die Terminalkralle) wird bei der Lokomotion des Tieres nur passiv mitgezogen. Durch jede Berührung mit dem Substrat wird er umgeknickt, wozu er durch seine dünnwandige, als federndes Gelenk wirksame Basalpartie befähigt ist. Die Hypsibien klammern sich mittels der oft derben, kurzästigen Vorderkralle und des Nebenastes der Hinterkralle, deren Basalpartie vielfach hakenförmig verlängert ist, fest. Basalpartie + Nebenast der hinteren Kralle bei *Hypsibius* nennt THULIN Basalkralle im Gegensatz zur Terminalkralle (184, p. 228). Die Hauptäste beider Krallen besitzen, wie das bei Besprechung der Macrobiotenkrallen bereits als Eutardigradencharakter genannt war, zwei Nebenspitzen. *Hypsibius convergens* und andere Arten mit langem, dünnem, zum Festhalten ungeeignetem Hauptast der äußeren Kralle zeigen in Korrelation hierzu einen derben Hauptast an der Innenkralle, kräftig gekrümmte Nebenäste an beiden Krallen und verstärkte Basalpartien an beiden Krallen als wirksame Klammerhaken. Bei *Milnesium* (Fig. 17F), wo beide Hauptäste stark verlängert sind und bei der Lokomotion des Tieres nur mitgeschleift werden, ohne wirksam einhaken zu können, sind die allein das Festhalten besorgenden Nebenäste stärker entwickelt. Diese sind von den Hauptästen vollständig getrennt, möglicherweise deuten zwei kleine cuticulare Verdickungen an beiden Seiten der Zehenpapillen auf eine frühere Verbindung von Haupt- und Nebenast (vgl. Fig. 18). Die Nebenäste sind verzweigt, sie werden als Steighaken bezeichnet und nach der bei verschiedenen Stücken und auch an den einzelnen Extremitäten desselben Individuums oft verschiedenen Zahl der Verzweigungen als zwei-, drei- und vierkrallige unterschieden. Die Hauptäste beider Krallen haben wie bei den übrigen Eutardigraden zwei oft schwer erkennbare Nebenspitzen.

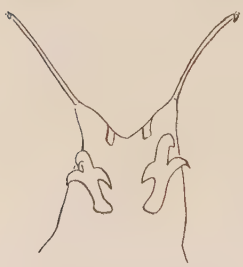


Fig. 18. Krallen eines vierten Beines von *Milnesium tardigradum*. (Nach 184.)

Bei Tieren mit verschiedenen Zahlen der Steighakenverzweigungen an den einzelnen Krallen ($^2/_3$ Steighaken in der Schreibweise der Systematiker) sitzen die drei Haken an der äußeren, bei *Hypsibius* größeren Kralle, die zwei an der inneren, bei *Hypsibius* kleineren, sodaß auch diese Verhältnisse die Ableitung der Milnesien- von der Hypsibienkralle rechtfertigen. Es wären demnach bei *Milnesium* die Hauptäste beider Krallen zu Terminalkrallen, das heißt zu fadenförmig dünnen, bei vielen Hypsibien, etwa *H. oberhaeuseri* (vgl. S. 511), von der Basalkralle fast, hier bei *Milnesium* vollständig getrennten Gebilden geworden. Die Steighaken wären den Basalkrallen, das heißt den Nebenästen + Basalpartien homolog.

Die Kausalität der Umwandlung der homodactylen (Arthrotardigrada) bzw. homonychen (Echiniscoidea) zur heteronychen (Eutardigrada) Extremitätenendigung innerhalb der Tardigraden ist unbekannt; zu erkennen ist lediglich, daß die homodactylen und homonychen Typen die an die stärkere Beanspruchung der Extremitäten als Klammerorgane angepaßten Formen sind. Unter den homodactylen Extremitätenendigungen bewirken die allerdings basal klebrigen Haftlappen des *Batillipes* und dann besonders die Hakenzehen von *Tetrakentron* eine sehr feste Verbindung mit dem Substrat; unter den homonychen namentlich die Krallen von *Echiniscoides* (vgl. S. 25). Daß auch die homonychen Extremitätenendigungen der *Echiniscus*- und *Pseudechiniscus*-Arten wirksamer als Anklammerungsmittel sind, als die heteronychen der Eutardigraden, erkennt man beim Ausschwemmen von *Echiniscus*- und *Hypsibius*-Gelegen aus derselben Moosprobe: die ersten haken sich sehr viel inniger an die Moosteilchen an als die zweiten. In der bei dem heteronychen Typus vorliegenden Verringerung der dem Substrat anliegenden Oberfläche kann man einen die Beweglichkeit der Tiere erhöhenden Faktor sehen. Die marinen, soweit beobachtet, sehr schnell laufenden und kletternden Formen *Batillipes* und *Echiniscoides* könnten bei diesem Vergleich durch die theoretische Erwägung ausgeschieden werden, daß bei ihnen, im Salzwasser, die Extremitäten ein relativ geringeres Gewicht zu transportieren haben, als bei Tieren, die im Süßwasser oder Moos leben. Unter den nicht marinen Formen wird die homonyche *Oreella* als sehr langsam beschrieben (96, p. 136), und auch die homonychen Echiniscen stehen an Laufgeschwindigkeit weit hinter dem extrem heteronychen *Milnesium* zurück, während die Macrobioten, wie im Krallentypus, so auch in der Kriechgeschwindigkeit dazwischen stehen (78, p. 113).

Der Stamm der Extremität ist bei allen Tardigraden im Inneren ungegliedert, äußerlich findet sich bei den Arthrotardigraden eine deutliche, bei den übrigen eine nur angedeutete oder auch fehlende Gliederung. Diese Gliederung wird nicht durch Gelenke, sondern durch Falten der Cuticula bewirkt, wobei die vermutlich in mehreren Einzelheiten un-

richtig beschriebene (31, p. 164; 81, p. 39) *Microlyda dujardini* (Plate) mit ihren angeblich arthropodenartig gegliederten Beinen (Fig. 137) übergangen werden darf. Eine solche Falte der Cuticula scheidet einen basalen oder proximalen von dem anschließenden, mittleren Beinabschnitt. Dieser mittlere Teil wurde früher auch als distaler benannt (76, p. 527); es empfiehlt sich jedoch, nur die Extremitätenendigung, also Krallen oder Zehen, als distalen Abschnitt zu bezeichnen. Bei den Arthrotardigraden, also den Gattungen *Batillipes*, *Bathyechiniscus*, *Tetrakentron* und *Halechiniscus*, ist diese Falte am ruhenden, gestreckten Bein deutlich zu sehen, außerdem wird für *Halechiniscus* eine weitere Falte an der Ansatzstelle des Beines am Körper und eine auf der Grenze des mittleren und distalen Beinabschnitts angegeben; für *Oreella*, die nach ihren Extremitätenendigungen besser den Echiniscoiden als den Arthrotardigraden zuzurechnen ist, eine solche zwischen dem mittleren und dem distalen Teil der Extremität. Muskelkontraktion bewirkt, daß der mittlere Extremitätenabschnitt in den proximalen teleskopartig eingezogen wird; der distale Teil, die Extremitätenendigung, bleibt dabei uneingefaltet und sieht aus dem proximalen heraus.

Funktionell in gleicher Weise wird bei den Echiniscoiden und den Eutardigraden der mittlere Beinabschnitt in den proximalen eingefaltet, und die Krallen schließen dabei die verkürzte Extremität nach außen ab. An den kontrahierten Extremitäten eingetrockneter Echiniscen und Eutardigraden mit gut erkennbaren Körnchenzonen (vgl. S. 18) sieht man, daß die Cuticularskulptur der Echiniscen und die Epidermiseinlagerungen der Eutardigraden nach außen liegen und die Extremität allseitig umgeben, mit Ausnahme der von den Krallen überdeckten Basalfläche. Morphologisch besteht zwischen den Arthrotardigraden einerseits und den Echiniscoiden und Eutardigraden andererseits der Unterschied, daß bei den letzten am nicht kontrahierten Bein eine die Einfaltungsstelle kennzeichnende Cuticulafalte nicht immer deutlich ist. Am letzten Beinpaar vieler Species der Gattungen *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* tritt eine cuticulare, ventral unterbrochene Manschette auf, die bald mit eng nebeneinander stehenden, zahlreichen, bald mit wenigen, in weiteren Abständen angeordneten Zähnen versehene Dornfalte (Fig. 5, *do*). Nach ihrer Lage kann die Dornfalte als homolog der Falte der Arthrotardigraden zwischen proximalem und mittlerem Beinabschnitt angesehen werden.

Die Epidermis der Tardigradenextremität, über deren Zellgröße oben gesprochen worden war (vgl. S. 17), gehört ausschließlich dem Stamm an, ebenso die im folgenden Abschnitt behandelte Extremitätendrüse und die gesamte Muskulatur. Etwas Besonderes stellen die bisher nur für *Macrobiotus* angegebenen Krallenbänder dar (6, p. 646), die rein cuticularer Natur zu sein scheinen. Sie sollen in der aus Fig. 34 ersichtlichen Weise an die Hauptäste beider Krallen herantreten und

bewirken, daß bei einer Kontraktion des Muskels beide Krallen gleichzeitig, etwa wie die Krallen einer Katze, hochgeklappt werden. Dabei werden beide Krallen aneinander gelegt, und die dazwischen liegende Krallenhaut wird gefaltet, das heißt, die Zehenpapillen werden aneinander gelegt. Die Elastizität der Cuticula bedingt, daß bei Aufhören der Muskelkontraktion die Cuticula sich wieder ausstreckt, die Krallen von der Extremität abduziert und sie spreizt. Der Mechanismus des Hochrichtens und Zusammenlegens sowie des Niederlegens und Ausspreizens ist bei Formen, die lediglich die Krallenhaut und keine „Sehnen" oder Krallenbänder besitzen, genau derselbe, wie bei *Macrobiotus* (vgl. S. 157), und das Vorhandensein der Sehnen scheint durchaus noch nicht einwandfrei sichergestellt zu sein. Vielleicht täuschen Falten der cuticularen Krallenhaut die Sehnen vor.

6. Krallendrüsen

Die Extremitäten- oder Krallendrüsen der Tardigraden sind epidermoidale Verdickungen, die bei den verschiedenen Gattungen und auch nach dem Funktionszustand verschieden groß sind (vgl. Fig. 11 und 20). Bei *Batillipes* scheint die Basalfläche der Haftlappen klebrig zu sein, und kein anderes Organ kann für die Produktion dieses Klebesekrets in Frage kommen, als die Extremitätendrüse; sie muß also bei *Batillipes* einen, allerdings noch nicht sicher nachgewiesenen, nach außen führenden Porus besitzen (Fig. 14A, *po*). Der für die Macrobioten beschriebene Krallendrüsenporus konnte bei neuerer Nachuntersuchung nicht bestätigt werden (78, p. 116), so sehr auch die Beobachtung, daß an den Krallen der Echiniscoiden wie Eutardigraden Moos- und Erdpartikel haften, die Vermutung eines klebrigen, von den Krallendrüsen gelieferten Sekretes nahelegen würde. Dieses Anhaften erfolgt ausschließlich mechanisch. Von *Batillipes* abgesehen, ist die einzige Funktion der Extremitätendrüsen die Neubildung der Extremitätenendigungen vor den Häutungen. Je nachdem, ob kleinere oder voluminösere Extremitätenendigungen zu sezernieren sind, füllt das Krallen- oder Zehenbildungsorgan die Extremität nur in kurzer Erstreckung oder vollständig aus oder ragt sogar in das Körperinnere hinein. Die im Verhältnis zur Körpermasse weitaus größte Krallendrüse der in dieser Hinsicht untersuchten Tardigraden besitzt das homodactyle *Tetrakentron* (vgl. Fig. 19), das ektoparasitisch oder epökisch auf den Mundtentakeln von Synapten lebt. In seinen bei jeder Häutung von den Krallendrüsen neu zu bildenden, breiten Hakenleisten besitzt *Tetrakentron* einen Verfestigungsapparat, dessen Masse im Verhältnis zum Volumen des kleinen, abgeplatteten Körpers für größer als bei allen anderen Tardigradenarten geschätzt wurde (78, p. 113). Bei *Tetrakentron* sind die Extremitätendrüsen häufig gelappt, bei allen übrigen Tardigraden, soweit sie auf diesen Charakter hin

untersucht sind, einheitlich gerundet oder spindelförmig ausgezogen. *Batillipes* (Fig. 14), bei dem die sechs langen, hohlen Zehen, und *Echiniscoides* (Fig. 16), bei dem in erwachsenen Stücken neun derbe und lange Krallen in der Extremitätendrüse neu gebildet werden, gehören beide zum homodactylen bzw. homonychen Typus; sie haben beide annähernd gleich große Krallendrüsen, die zwar hinter denen

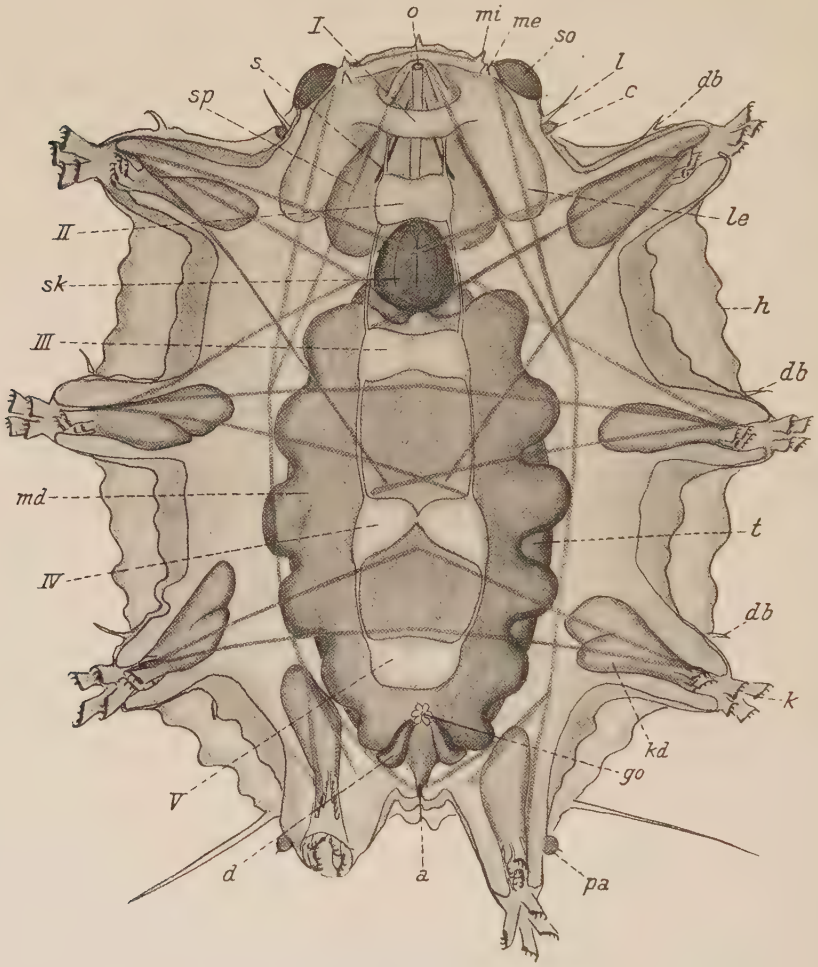


Fig. 19. Ventralansicht eines ♂ von *Tetrakentron synaptae* im Simplexstadium mit Neubildung der Stilette (*s*). Etwa 700 : 1. (Nach 78.)

von *Tetrakentron* zurückstehen, aber bedeutend größer sind als die der Landtardigraden. Von diesen besitzen die homonychen Gattungen mit der größeren Krallenmasse und der entsprechend höheren Beanspruchung der Krallendrüse bei der Häutung die im Verhältnis zur Körpermasse größeren Krallendrüsen. Innerhalb der homonychen und homodactylen Formen hat *Echiniscus* (Fig. 17 A) oder ebenso

Pseudechiniscus die geringste Krallenzahl, demgemäß hat er die relativ kleinsten Krallendrüsen aller untersuchten Heterotardigraden, doch sind sie immer noch deutlich größer als bei *Macrobiotus* (Fig. 1, 20) und *Hypsibius*. Diese heteronychen Genera, deren Krallenmasse im Verhältnis zu dem oft sehr erheblichen Volumen des Körpers am geringsten unter den Tardigraden ist, haben auch die kleinsten Krallendrüsen. Bei *Milnesium* (vgl. Fig. 17F), dessen Nebenäste (Steighaken) kräftiger und stärker verzweigt sind, ist die Krallendrüse, entsprechend der größeren Leistung bei der jeder Häutung voraufgehenden Krallenneubildung, etwas größer als bei den beiden anderen Eutardigradengattungen, wenn auch immer noch deutlich kleiner als bei dem homonychen *Echiniscus*. Diese Korrelation von Krallen- bzw. Zehenmasse und Größe der Extremitätendrüse ist nicht nur auf Grund von Schätzungen des Körpervolumens und der Drüsenmasse zu ersehen, sondern läßt sich auch durch Messung, wenigstens der Länge der Drüse und der des Körpers, exakt darstellen, wobei sich ein Index ergibt, der das Verhältnis der Drüsenlänge zur Körperlänge ausdrückt (78, p. 114).

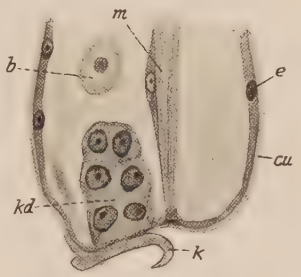


Fig. 20. Sagittalschnitt durch ein Bein von *Macrobiotus hufelandii*. Speicherzellen (*b*), Epidermis (*e*) und Krallendrüse (*kd*) im Ruhestadium nach vollendeter Häutung. Etwa 900 : 1. (Nach 78.)

Bei Aufstellung dieser Tabelle wurden nach Möglichkeit Tiere verglichen, deren Krallendrüsen in annähernd gleichem Stadium waren, da die Extremitätendrüsen auch nach dem Funktionszustand verschieden groß sind (vgl. Fig. 11, 20, 21).

Speciesname	Drüsenlänge (aus 10 Messungen gewonnener Durchschnitt in μ)	Körperlänge (aus 10 Messungen gewonnener Durchschnitt in μ)	Index
Tetrakentron synaptae Cuén. . . .	26	129	1 : 5
Echiniscoides sigismundi (M. Sch.) .	31	189	1 : 6
Batillipes mirus Richt.	23	164	1 : 7
Echiniscus blumi Richt.	28	260	1 : 9
Milnesium tardigradum Doy. . . .	21	702	1 : 33
Macrobiotus hufelandii C. A. Sch. .	13	432	1 : 33

Als Grundlage der bei allen Tardigraden im Prinzip übereinstimmenden Neubildung der Extremitätenendigungen diene eine auf *Echiniscoides* bezügliche Darstellung (Fig. 21). Die Krallendrüse dieser Species sitzt dorsal von der Extremitätenendigung an der Epidermis des Extremitätenstammes und an der Epidermis der Leibeswand dorsal

oder beim ersten Beinpaar ventral von der Extremität fest (vgl. Fig. 53). Bei einem frisch gehäuteten Tier ist die Krallendrüse klein, spindelförmig (Fig. 21 A). Sie wächst dann in der Folgezeit namentlich in ihrer Längsausdehnung (Fig. 21 B). Dieses Wachstum der Extremitätendrüsen geht bei allen Tardigraden in Form einer Zellvermehrung, nicht einer Zellvergrößerung vor sich. Das zeigt ein Vergleich der Figuren 20 und 11. Die erste stellt die Extremitätendrüse eines Macrobioten dar, nach der Häutung, mit geringer Kernzahl. Die Zellgrenzen sind, wie bei den Tardigraden ganz allgemein, so namentlich auch bei den Drüsen, oft nicht zu erkennen. In Fig. 11 ist die Kernzahl erheblich größer,

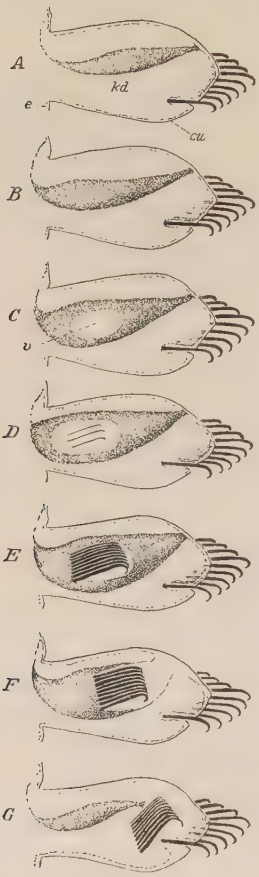


Fig. 21. Schema der Neubildung der Krallen bei *Echiniscoides sigismundi* in sieben Stadien (A—G). (Nach 76.)

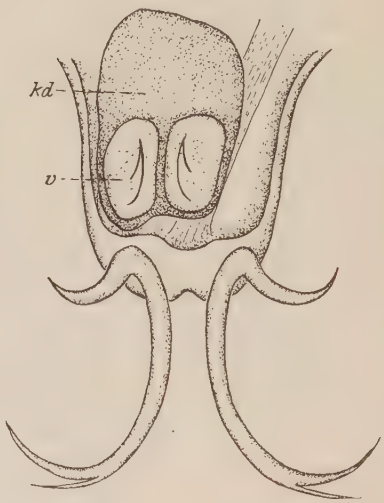


Fig. 22. Ventralansicht einer Krallendrüse von *Macrobiotus dispar* mit zwei Vakuolen zu Beginn der Krallenneubildung. Etwa 500 : 1. (Nach 77.)

in dieser Drüse ist außerdem bereits die Vakuole gebildet, in die hinein die Krallen von den Drüsenzellen sezerniert werden. Im mittleren Teil der zu voller Größe herangewachsenen Krallendrüsen treten nämlich bei Arthrotardigraden und Echiniscoiden, also Heterotardigraden, eine (Fig. 21 C), bei Eutardigraden zwei Vakuolen auf (vgl. Fig. 22), die zunächst noch keinerlei geformte Elemente erkennen lassen, und in die dann allmählich die Krallen von den umgebenden Drüsenzellen abgeschieden werden (Fig. 21 D). Im Schnitt dieses Stadiums sieht man von den Kernen der Krallendrüsenzellen Fortsätze, die nach der Vakuole

hinziehen, also nach der Stelle der Neubildung der Krallen (vgl. Fig. 62). Wenn die Krallen innerhalb der Vakuole oder der Vakuolen fertig gebildet sind (Fig. 21E), weichen die distal die Vakuole umgrenzenden Zellen in der Weise peripher auseinander, daß aus der Vakuole eine offene Tasche wird (Fig. 21F, G). In diesem Stadium sieht man auch den Zusammenhang zwischen der zur Epidermiseinstülpung gewordenen Extremitätendrüse und der neuen Cuticula. Die Zwischenkrallenhaut wird von der jetzt verkleinerten Drüse abgeschieden, und dadurch werden die neuen Krallen in die neue Cuticula einbezogen. Ein sagittal durch dieses Stadium bei *Macrobiotus* geführter Schnitt zeigt die fertig gebildeten, distal vor der Drüse liegenden Krallen (vgl. Fig. 37). Die Zahl der Drüsenzellen ist wieder kleiner geworden, die Sekretionstätigkeit ist beendet und demgemäß sind die Kerne von ihrer Kernmembran deutlich umgrenzt. Die Extremitätendrüse ist also kurz nach der Häutung am kleinsten, sie wächst bei der der Krallenneubildung voraufgehenden Vakuolenbildung allmählich, sie ist am größten im sogenannten „Simplexstadium", wenn die Hartteile des Buccalapparates ausgestoßen sind und nimmt im Taschenstadium, also unmittelbar vor der Häutung, wieder an Größe ab. Weder durch die Genera der Tardigraden hindurch, noch während des Individuallebens eines Tieres ist die Zahl der Zellen der Extremitätendrüsen konstant. Diese Inkonstanz der Zahl der Krallendrüsenzellen in verschiedenen Stadien der Drüse zeigt folgender tabellarischer Vergleich von vier Individuen von *Macrobiotus hufelandii*:

Nr.	Länge des Tieres μ	Länge der Drüse μ	Breite der Drüse μ	Maximale Zahl der Zellen im optischen Schnitt	Durchmesser der Kerne μ
I	460	11	7	7	2,3
II	520	13	8	10	2,3
III	230	14,5	9	13	2,2
IV	355	15,5	10	16	2,3

Bei *Echiniscoides* wurde beobachtet (76, p. 505), daß das Längenwachstum der Krallendrüse aus unbekannt gebliebenen Ursachen gehemmt war und nach erfolgter Häutung auf dem Stadium der Fig. 21A verharrte. In solchen Fällen unterblieb die Bildung neuer Krallen, und bei der nächsten Häutung resultierte ein krallenloser, von Cuticula überkleideter Beinstumpf. In dem auf diese Häutung folgenden Lebensabschnitt kann die Extremitätendrüse wieder zu normaler Länge anwachsen und dann bis zu der nächsten Häutung Krallen abscheiden, die bei der Häutung an die Stelle der vorher fehlenden treten. Das kann nicht als Ersatzregeneration verlorener Krallen, sondern nur als eine Regulation, eine Rückkehr zum physiologischen Gleichgewicht bezeichnet werden.

7. Nervensystem

Das Nervensystem der Tardigraden (Fig. 23) gehört zum Typus der Nervensysteme mit vorwiegend gangliösen Zentren, und zwar ist es ein Strickleiternervensystem, wie es die Articulaten besitzen. Es liegt in seiner gesamten Erstreckung in deutlichem Abstand von der Epidermis. Die centralen Teile des Nervensystems sind: das Gehirn, Supraoesophageal- oder Oberschlundganglion (Ganglion pharyngeum superius), der Schlundring, das Suboesophageal- oder Unterschlundganglion (Ganglion pharyngeum inferius) und die Ventralkette mit vier Ganglienpaaren. Periphere, noch nicht bei allen Gattungen ausreichend untersuchte, nervöse Elemente stehen mit dem Oberschlundganglion und den Bauchganglien in Verbindung, sie sollen im folgenden jeweils an die zugehörigen Centralorgane anschließend besprochen werden.

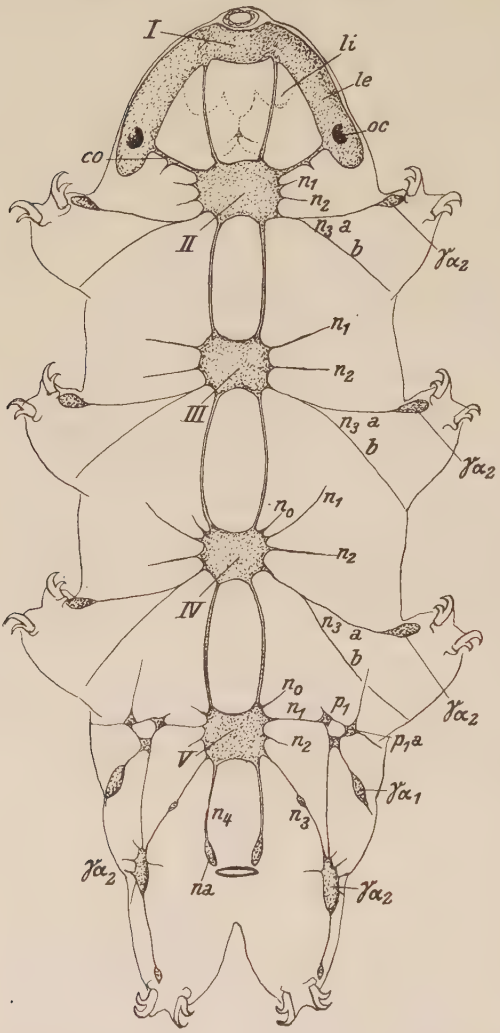


Fig. 23. Schema des Nervensystems von *Macrobiotus hufelandii*, Ventralansicht. (Nach 109 und 78, verändert.)

Das Gehirn hat bei allen Tardigraden vier caudalwärts vorspringende Lappen, zwei äußere und zwei innere. Der Vergleich der Oberschlundganglien ergibt bei Heterotardigraden und Eutardigraden einen Unterschied hinsichtlich der Verlängerung der äußeren Lappen gegenüber den inneren. Die Arthrotardigraden *Batillipes* (Fig. 24A) und *Tetrakentron* (Fig. 24B) zeigen ähnliche Umrisse des Gehirns; die vier Lappen sind untereinander ungefähr gleich groß. Bei den Echiniscoiden stimmen die inneren Lappen nicht miteinander überein, bei *Echiniscoides* sind sie relativ lang und breit (Fig. 24C), bei *Echiniscus* (Fig. 24D) und *Pseudechiniscus*, deren Gehirnformen die gleichen sind,

sehr schmal und kurz. Wie bei den Arthrotardigraden sind auch bei den Echiniscoiden die äußeren Lappen kurz und breit, sodaß sich für die Heterotardigraden insgesamt kurze, breite Außenlappen des Gehirns als Ordnungscharakter ergeben. Wie in der übrigen Organisation, bilden auch hinsichtlich des Nervensystems die Eutardigraden eine in sich viel einheitlichere Gruppe als die Heterotardigraden. Bei der Ordnung der Eutardigraden stimmen die Gehirnformen weitgehend überein, namentlich *Macrobiotus* (Fig. 24E) und *Hypsibius* sind nicht zu unterscheiden. Als Charakter der Eutardigraden zu bezeichnen sind lange Außenlappen und eine mediane, von den beiden Innenlappen flankierte Vorwölbung.

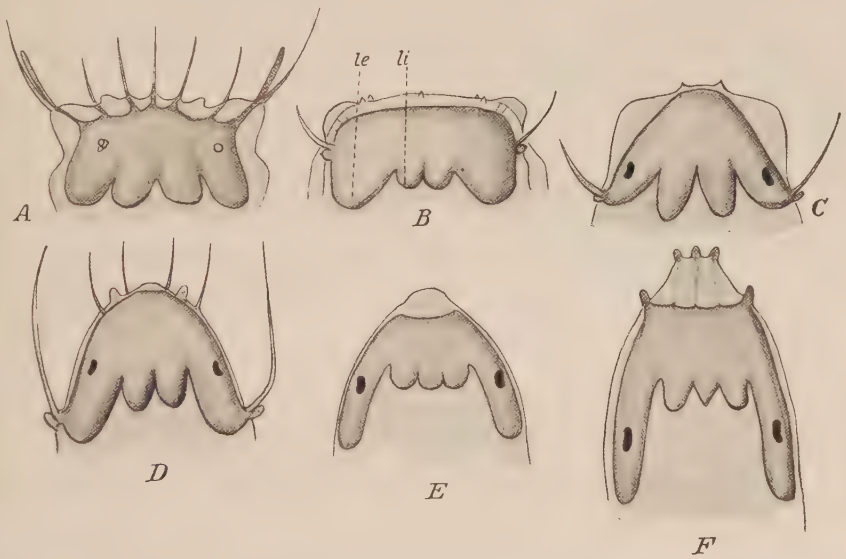


Fig. 24. Schematisierte Dorsalansicht der Gehirne von *Batillipes mirus* (A), *Tetrakentron synaptae* (B), *Echiniscoides sigismundi* (C), *Echiniscus parvulus* (D), *Macrobiotus hufelandii* (E), *Milnesium tardigradum* (F). (Nach 78.)

Die oben für die Heterotardigraden und für *Milnesium* (Fig. 24F) beschriebenen Kopfanhänge sind vom Gehirn aus innerviert, aber nach Thulin (184, p. 225) nicht in homologer Weise. Bei den Heterotardigraden stammen die zu den Kopfanhängen ziehenden Nerven aus dem Oberschlundganglion, bei *Milnesium* werden die Rostralpapillen von sechs präcerebralen Rostralganglien versorgt, die in noch nicht näher beschriebener Weise mit dem Centralnervensystem in Verbindung stehen. Bei den Echiniscoiden finden sich die gleichen sechs Rostralganglien, ihre Nerven treten aber nicht in die Kopfanhänge ein, sondern gehen an die Epidermis in der Umgebung der Mundöffnung. Auch bei den Macrobioten hat Thulin (184, p. 226) die Rostralganglien gefunden und gibt an, daß es sich bei ihnen um die bisher meist als buccale Drüsen gedeuteten Organe handelt. Die außer den Zipfeln

oder Rostralpapillen bei *Milnesium* beschriebenen ventralen bis ventrolateralen Kopfpapillen (vgl. S. 11—12) werden jederseits von einem kleinen Ganglion aus innerviert, das durch einen dünnen Nerven mit dem Ventralrand des äußeren Gehirnlappens verbunden ist. Bei *Tetrakentron* fehlt für den Cirrus medianus und beide Medialcirrenpaare, bei *Echiniscoides* für die beiden Medialcirrenpaare noch der Nachweis des Nerveneintritts. In der Clava von *Batillipes* ist ein geschlängelt verlaufender Nerv auf der ganzen Länge dieses Anhangs zu verfolgen (vgl. Fig. 7, *c*). Drei Paar vom Gehirn der Macrobioten frontal (1 Paar) und dorsal (2 Paare) ausgehende, mit pinselartigen Verbreiterungen an die Haut ansetzende Nerven, die Basse, auf älteren Angaben fußend (109, p. 519, tab. 21, fig. 15, tab. 22, fig. 21), schildert (3, p. 276, tab. 16, fig. 20), hat Thulin (184, fig. 19) offenbar wiedergefunden (vgl. Fig. 28). Gleichfalls für *Macrobiotus* beschreibt Basse zwei von den inneren Gehirnlappen zur Stilettmuskulatur verlaufende Nerven. Solange nicht die sehr wünschenswerte Nachuntersuchung des Nervensystems von *Macrobiotus* vorliegt, wird man diese beiden von den Innenlappen zur Stilettmuskulatur verlaufenden Nerven in der von Basse beschriebenen Topographie und Funktion in die Darstellung der vom Gehirn der Tardigraden ausgehenden Nerven aufnehmen müssen. Die begleitende Figur (3, tab. 16, fig. 21) bezeichnet er als Sagittalschnitt (3, p. 281). Daß diese Orientierung unrichtig ist, erhellt aus der offenbar zutreffenden Angabe, daß rechts und links im Schnitt die äußeren Gehirnlappen getroffen sind. Ein Frontalschnitt kommt gleichfalls nicht in Frage, da die Außenlappen in einem solchen Schnitt auf längerer Erstreckung, die in derselben Abbildung gezeichneten Muskeln dagegen nicht als lange Bänder getroffen worden wären. Ich nehme vielmehr an, daß der abgebildete Gehirnschnitt ein echter Transversalschnitt ist, der die beiden kurzen Achsen des Tardigradenkörpers, die dextrosinistrale und die dorsoventrale, enthält. In die übrigen Partien der zitierten Figur (3, tab. 16, fig. 21) ist offenbar eine ältere Abbildung (109, tab. 21, fig. 15), unrichtig orientiert, eingefügt worden. Nach jener Zeichnung, die eine dorsale Aufsicht des Macrobiotengehirnes gibt, entsendet der mediane, bei den Eutardigraden zwischen den Innenlappen vorspringende Lappen des Gehirns caudalwärts einen Nerven, der nach kurzem Verlauf sich zu einer dreieckigen, homogen erscheinenden Masse erweitert (Fig. 27, $p_1 m$). Da Kerne in dieser Masse nicht gesehen worden sind, kann man sie vorläufig nicht als Nebenganglion bezeichnen. Jederseits treten zwei zarte Nervenfasern aus dieser Masse, der eine Nerv jeder Seite zieht zu dem inneren der beiden dorsalen Längsmuskeln, der andere zu der vordersten der später zu erörternden polygonalen Verdickungen ($p_1 a$). Es gibt insgesamt 19 verschiedene, von Nerven versorgte Kopfanhänge bei den Tardigraden, und zwar die folgenden 11 bei den Heterotardigraden: 1 Cirrus medianus, 2 Cirri mediales interni, 2 externi und

dazwischen jederseits eine, also 2 Papillae cephalicae. Hinzu kommen 2 Cirri laterales und 2 Clavae. Außerdem bei den Eutardigraden 6 Rostralpapillen oder Mundzipfel und 2 ventrolaterale Papillen. Nach Thulin (184, p. 226) sind bei den Macrobioten sämtliche 19 Kopfnerven vorhanden, obwohl bei ihnen wie bei den Hypsibien nur cuticulare Körperanhänge und keine nervös versorgten Kopfanhänge ausgebildet sind. Die nähere Beschreibung dieser interessanten Verhältnisse steht noch aus.

Histologisch stimmen Oberschlundganglion und Bauchganglien überein (Fig. 25), es liegen die vermutlich unipolaren Nervenzellen um das Neuropil herum; innerhalb dieses letzten sind offenbar keinerlei weitere Zellen vorhanden. Da aber mit spezifischen Nervenfärbungen bisher kein Erfolg erzielt wurde, kann über die Zusammensetzung der Punktsubstanz und den Faserverlauf in ihr nichts gesagt werden. Die Kerne der Ganglienzellen der Tardigraden sind groß, fast kugelig, ihr Nucleolus ist oft schwer zu erkennen, dagegen regelmäßig zahlreiche, besonders dicht an der Kernmembran stehende Chromatinkörnchen. Eine Zellkonstanz des Oberschlundganglions ist nicht nachweisbar; in einem die Außenlappen und die Schlundkommissur enthaltenden Querschnitt wurden allein 63 Gehirnkerne gezählt, ihre Gesamtzahl dürfte bei *Macrobiotus* 3—400 betragen. Derartige Anhäufungen relativ so kleiner Zellen auf so kleinem Raum sind nicht mehr genau zu zählen (78, p. 148).

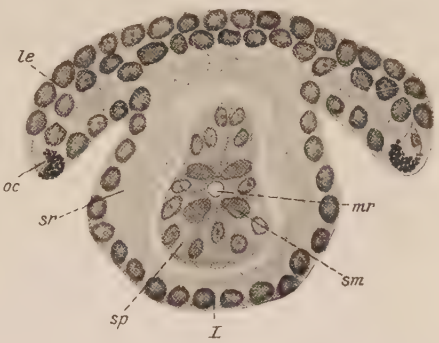


Fig. 25. Querschnitt durch die äußeren Gehirnlappen und den Schlundring von *Macrobiotus hufelandii*. Munddrüse (*sp*) im Simplexstadium, die Stilettmuskeln (*sm*) umschließend. Etwa 1000 : 1. (Nach 78.)

Während das Gehirn einen allseitigen Belag von Ganglienzellen aufweist, ist die Fasermasse des Schlundringes (Fig. 25, *sr*) nur auf der Außenseite mit einer einfachen Lage von Ganglienzellen bedeckt. Am Unterschlundganglion (Fig. 37, *I*) liegen die Zellen dorsal, also wiederum an der Innenseite des Schlundringes weniger dicht.

Nicht nur durch Schlundkommissur, Suboesophagealganglion und die Konnektive zwischen diesem letzten und dem ersten Bauchganglion sind Oberschlundganglion und Bauchkette verbunden, sondern auch durch ein Konnektiv (Fig. 27, *co*) zwischen dem äußeren Gehirnlappen jeder Seite und dem ersten Bauchganglion derselben Seite. Diese Verbindung ist bei *Batillipes*, *Tetrakentron*, *Echiniscoides*, *Echiniscus*, *Pseudechiniscus*, *Macrobiotus*, *Hypsibius* und *Milnesium*, also bei

allen auf ihre Anatomie hin untersuchten Gattungen gefunden worden (78, p. 146) und kann demnach als allgemeiner Charakter der Tardigraden gelten. Plate, der die Tardigraden in den Arthropodenstamm einbezieht, erklärt dieses eigenartige doppelte Konnektiv des Gehirns mit dem ersten Bauchganglion durch die Annahme einer phylogenetischen Spaltung des Deutocerebrums.[1]) Seine Auffassung des inneren Gehirnlappens als Protocerebrum wird allerdings dadurch erschwert, daß diese Innenlappen nicht die seitlichen Augen innervieren, wie sonst das Protocerebrum bei den Arthropoden. Folgt man Plate, so ist der äußere Gehirnlappen der dorsale Teil des Deutocerebrums, dessen Hauptmasse als Unterschlundganglion ventral vom Gehirn liegt. Das Deutocerebrum wäre also in einen dorsalen und einen ventralen Teil gespalten, und diese Spaltung hätte sich auf das Konnektiv fortgesetzt.

Fig. 26. Frontalschnitt durch das erste Bauchganglion von *Hypsibius oberhaeuseri*. Etwa 1000:1 (Nach 78.)

Die Konnektive der Bauchkette sind rein faserig, weisen also keinen Belag von Ganglienzellen auf; sie bleiben auch innerhalb der Bauchganglien deutlich getrennt (Fig. 26). Allgemein berühren die Ventralganglien eines Paares einander nur in der Mitte und divergieren rostral- und caudalwärts, ventral- und dorsalwärts, wie das besonders am dritten Bauchganglion von *Tetrakentron* (vgl. Fig. 19), *Echiniscus* (vgl. Fig. 54) und *Pseudechiniscus* schon in Totalpräparaten zu erkennen ist. Fig. 26 zeigt die zwischen den beiden Ganglien eines Paares verlaufende Kommissur und die Auflösung der einzelnen Neuriten eines ventralen Konnektivs im rostralen Teil und den Zusammenschluß im caudalen Teil des Nervenfilzes dieses Bauchganglions. Extraganglionäre Querverbindungen der ventralen Konnektive scheinen nicht vorhanden zu sein, soweit das bei dem Fehlen spezifischer Nervenfärbungsversuche zu beurteilen ist. Was Doyère, Greeff, Plate, Lance und Basse, also alle bisherigen Untersucher des Nervensystems der Tardigraden, das heißt in diesem Falle der Macrobioten und Milnesien, an solchen Kommissuren zeichnen, ist noch nicht als nervös erwiesen (vgl. Fig. 35B). Bei *Batillipes* wurde einmal ein zwischen dem zweiten und dritten Ganglienpaar gelegenes, accessorisches fünftes Bauchganglienpaar gefunden (76, p. 544). Eine zahlenmäßige Konstanz der Ganglienzellen in den Ventralknoten konnte nicht erwiesen werden. Bei *Macrobiotus hufelandii* ist ein Bauchganglienpaar etwa 10 μ lang, ebenso breit und etwa 5 μ hoch. Eine genaue Zählung der Kerne ist in 5-μ-Serien nur

[1]) Plate, L., Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre, 1. Teil (1922), p. 421.

schwer durchführbar, da die Kerne stellenweise sehr dicht gehäuft und in einem Schnitt in etwa drei bis vier Ebenen übereinander liegen. Ein erstes Bauchganglienpaar von *Macrobiotus hufelandii* ließ in drei aufeinander folgenden 5-μ-Serienschnitten im ganzen 36 Nervenzellenkerne erkennen. Das zweite Paar enthielt bei demselben Tier 43, das dritte 36, das vierte 25 Kerne. Es herrscht also innerhalb der einzelnen Bauchganglien desselben Tieres keine Übereinstimmung der Zellzahlen. Ein anderes Individuum derselben Species wies im ersten Bauchganglienpaar 59 Kerne auf; es haben also auch die entsprechenden Ganglien bei verschiedenen Individuen nicht die gleiche Anzahl von Zellen.

Die von der Bauchkette abgehenden peripheren Nerven (Fig. 23 und 27) sind nur für die Macrobioten, und auch für diese nicht vollständig in ihrem weiteren Verlauf bekannt. Ältere auf *Milnesium tardigradum* bezügliche Darstellungen (27, 49) zeigen mit den für *Macrobiotus* angegebenen Verhältnissen Übereinstimmung in den wesentlichen Punkten,

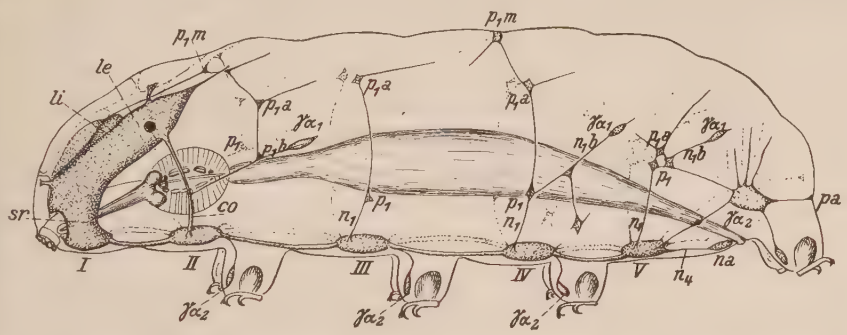


Fig. 27. Schema des Nervensystems von *Macrobiotus hufelandii*, Lateralansicht. Für die Bezeichnungen vgl. Text, S. 41—43). (Nach 3 und 109, kombiniert und verändert.)

können aber hinsichtlich mancher Einzelheiten der Nervenverzweigungen nur als Ausgangspunkt für Nachuntersuchungen dienen. Von jedem Bauchganglienpaar gehen jederseits mindestens drei Nerven ab (Fig. 23), ein rostrales Paar (n_1), ein mittleres (n_2) und ein caudales (n_3). Das letzte tritt in der aus Fig. 23 und 27 ersichtlichen Weise an die zugehörige Extremität heran und bildet dort ein Nebenganglion ($\gamma\alpha_2$). Die Nebenganglien von Beinpaar eins bis drei enthalten jedes etwa fünf Zellen, sie könnten zellkonstant sein; die Nebenganglien des vierten Beinpaares sind etwa doppelt so groß wie die übrigen, jedes enthält also etwa zehn Nervenzellen. Wie die Extremitätenmuskulatur im einzelnen von Nerven, die diesen Nebenganglien entstammen, versorgt wird, soll bei Besprechung des Nebenganglions des vierten Beinpaares erörtert werden.

Vor dem rostralen, oben als n_1 bezeichneten Nervenpaar findet sich am dritten und vierten Bauchganglion jederseits noch ein Nerv (n_0), der ohne Verzweigungen und Nebenganglien an die ventralen Längs-

muskeln herantritt. Außerdem versorgen auch die oben als mittlere bezeichneten, von allen vier Bauchganglien ausgehenden Nerven (n_2) ventrale Muskeln.

Eine Schwierigkeit für die Schilderung des Verlaufs des rostralen, zur Dorsalmuskulatur aufsteigenden Nerven (n_1) liegt in den von diesem Nerven gebildeten polygonalen Verdickungen. Plate entscheidet nicht, ob diese Anschwellungen Ganglienzellen oder Anhäufungen von Nervensubstanz bei Anastomosen von Nerven darstellen (109, p. 518), Basse nennt alle diese Stellen Nebenganglien (3, p. 277—278), ohne jedoch Ganglienzellenkerne in ihnen zu zeichnen.

Der Nerv n_1 steigt jederseits dorsalwärts vom Bauchganglion auf und bildet auf Höhe der äußeren dorsalen Längsmuskeln eine solche sternförmige Anschwellung (Fig. 27, p_1). Von dieser sternförmigen Anschwellung gehen zwei Nerven aus, der eine (n_{1b}) verläuft schräg dorsocaudalwärts und bildet nach kurzem Verlauf ein kleines Ganglion mit Kernen ($\gamma\alpha_1$). Die von dort abgehenden Nerven sind noch nicht beschrieben. Der andere von der Anschwellung (p_1) aus weiter verfolgte Nerv (n_{1a}) zieht zur dorsalen Längsmuskulatur hin. In seinem Verlauf findet sich in allen Körpersegmenten eine weitere polygonale Verdickung (p_{1a}), von der zwei bis mehrere Fasern an die dorsalen Muskeln und an die Haut treten. Im ersten Körpersegment geht außerdem von p_{1a} aus ein Nerv zur Vorderdarmmuskulatur. Außerdem steht p_{1a} des ersten Segments in der oben besprochenen Weise (vgl. S. 38) mit dem Medianlappen des Gehirns in Verbindung. Im dritten Körpersegment bilden je einer der von p_{1a} beider Seiten ausgehenden Nerven gemeinsam eine dorsomediane Anschwellung (p_{1m}). Basse (l. c.) nennt auch dieses Gebilde „Nebenganglion", ohne indessen Kerne zu zeichnen. Von p_{1m} gehen zwei Nerven an die inneren dorsalen Längsmuskeln.

Beim vierten Bauchganglienpaar ist der Verlauf des Nerven n_1 noch nicht klar beschrieben; aus den beinahe übereinstimmenden Abbildungen Plate's und Basse's läßt sich folgendes erkennen: Der Nerv n_1 löst sich zunächst in einen Plexus von drei „Zellen" (Kerne sind nicht gezeichnet) auf. Diese drei „Zellen" — Basse zeichnet nur zwei — entsprechen den im Verlauf des Nerven n_1 gebildeten sternförmigen Anschwellungen (p_1 und p_{1a}) in Körpersegment eins bis drei. Die caudale der drei genannten „Zellen" steht mit zwei Nebenganglien in Verbindung. Das lateralwärts gelegene Nebenganglion ($\gamma\alpha_1$) ist homolog dem in den übrigen Körperabschnitten vom Nerven n_{1b} gebildeten, hier ebenso bezeichneten Nebenganglion. Das caudalwärts gelegene Nebenganglion ($\gamma\alpha_2$) ist homolog den ebenso bezeichneten Extremitätenganglien der vorderen Beinpaare; es liegt beim vierten Beinpaar etwas weiter von der Ansatzstelle der Extremität entfernt als bei den Beinpaaren eins bis drei. Außer durch den schwachen

Nerven n_1 des vierten Bauchganglienpaares ist Nebenganglion $\gamma\alpha_2$ wie in allen Segmenten durch den kräftigen Nerven n_3 mit dem zugehörigen Bauchganglienpaar verbunden. Nach Basse ist n_3 nicht einheitlich, sondern verzweigt sich, der eine Ast (n_{3a}) geht zum Nebenganglion $\gamma\alpha_2$, der andere (n_{3b}) endet ohne Nebenganglion an der Epidermis am Caudalrand des Extremitätenansatzes. Die Verbindung vom vierten Bauchganglion zu $\gamma\alpha_2$ hat innerhalb ihres Verlaufes eine besondere, einen Kern aufweisende Anschwellung. Vom Nebenganglion $\gamma\alpha_2$ des vierten Beinpaares gehen mehrere Nerven aus, von denen einer mit einer Ganglienzelle am distalen Ende des Stammteiles der Extremität, das ist also bei *Macrobiotus* die Krallenbasis, endet. Nach Basse (3, p. 277) verläuft vom Nebenganglion $\gamma\alpha_2$ der drei ersten Beinpaare gleichfalls ein Nerv bis zum Distalende des Extremitätenstammes. Die von Lance gezeichneten terminalen, starken, doppelten Nervenanschwellungen an der Krallenbasis (70, tab. 3, fig. 10) indessen sind bisher unbestätigt geblieben. Außerdem gehen nach Basse (3, p. 278) von jedem Nebenganglion $\gamma\alpha_2$ des vierten Beinpaares ein Nerv an den äußeren Dorsalmuskel, zwei an Muskeln des vierten Beines und einer an die Haut (Fig. 27, *pa*); der letzte endet mit zwei Ganglienzellen. Dieser Stelle entspricht der für alle Heterotardigrada, außer *Oreella*, angegebene dorn-, papillen- oder knopfförmige Körperanhang, dessen Innervierung nach dieser Angabe Basse's und meinen Befunden an *Tetrakentron* (78, p. 149) allgemein angenommen werden darf.

Über das vierte Bauchganglienpaar hinaus setzen sich die Längskonnektive in zwei Nervensträngen (n_4) gleichsam fort und endigen mit zwei analen Nebenganglien (*na*); von diesen ausgehende Nerven sind noch nicht bekannt.

Die Endigungen der Nerven an den Muskeln sind meist in Form breiter Platten ausgebildet, das sind die aus der allgemeinen Histologie bekannten, nach ihrem Entdecker (27, p. 346, tab. 17, fig. 4) von Greeff als Doyère'sche Nervenendhügel bezeichneten motorischen Endplatten (49, p. 102, 113). Sie finden sich nach Plate (109, p. 522 bis 523) sowohl da, wo der Nerv an eine der in jeder Muskelzelle vorhandenen Sarcoplasmaansammlungen herantritt, als auch an Stellen ohne größere Sarcoplasmamenge, wo also der Nerv an den Fibrillen oder, wie Basse (3, p. 276) annimmt, in einer sehr dünnen Sarcoplasmaschicht endigt. Es scheint übrigens, daß in diesem zweiten Fall auch Nervenendigungen ohne Endhügel vorkommen.

8. Sinnesorgane

Sämtliche bisher als Sinnesorgane der Tardigraden anzusprechenden Bildungen liegen am Kopf, mit Ausnahme des einen, bereits erwähnten (S. 13, sub 3), vom Nebenganglion $\gamma\alpha_2$ aus innervierten Anhangs der Heterotardigrada, der nur für *Oreella* nicht angegeben worden ist. Es

ist das der als stumpfe Papille oder als basal verdickter Dorn auf dem proximalen Abschnitt der vierten Extremität sitzende Anhang, dessen Innervierung, soweit sie bekannt geworden ist, oben beschrieben wurde (S. 43). Die Versorgung mit Nerven und das Fehlen jeglicher Muskulatur berechtigen dazu, in den Kopfanhängen der Heterotardigraden, also Cirrus medianus, Cirri mediales interni und externi, Papilla cephalica, Clava und Cirrus lateralis, sowie in den beschriebenen Kopfanhängen (Rostralpapillen und ventrolateralen Papillen) von *Milnesium* (vgl. S. 11—12) Rezeptionsorgane zu sehen; es fehlt jedoch für einzelne dieser Anhänge noch der Nachweis der Innervation (vgl. S. 38). Namentlich war für *Macrobiotus* und *Hypsibius* bis vor kurzem noch nichts Sicheres über das Vorhandensein cephaler lateraler oder oraler, zur Reizperception befähigter Endigungen sensibler Nerven bekannt. Neuerdings werden durch Thulin (184, p. 226) die älteren Angaben Basse's (3, p. 276) bestätigt und ergänzt. Thulin hat 19 vom Gehirn, in ihrer Verteilung auf Ober- und Unterschlundganglion noch nicht näher beschriebene Nerven bei *Macrobiotus* festgestellt (vgl. S. 39), die sämtlich an der Epidermis endigen, also wohl als sensibel anzusprechen sind. Der Papilla cephalica der Echiniscoidea, die bei manchen Species, z. B. *Echiniscus merokensis*, pilzförmig gebaut ist, homolog sind die beiden lateralwärts von den dorsalen Medialcirren am Kopf von *Tetrakentron synaptae* gelegenen Sinneskuppen (Fig. 13, 19, 24, 64, *so*). Es sind das Verdickungen der Cuticula, in die hinein mehrere Nervenfasern treten, deren Sinneszellen zwischen den Ganglienzellen der rostrolateralen Außenzone des Oberschlundganglions liegen. Ob und in welcher Weise die Nervenfasern an der Außenfläche der Cuticula endigen, konnte noch nicht ermittelt werden.

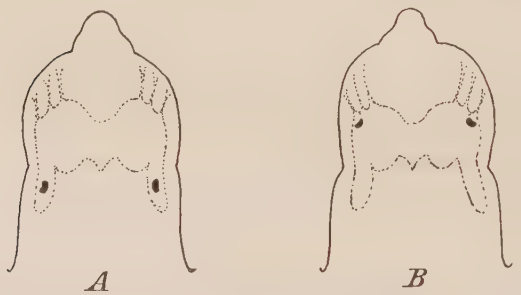


Fig. 28. Köpfe von *Macrobiotus hufelandii* (A) mit caudaler, und *M. furciger* (B) mit rostraler Lage der Augen. (Nach 184.)

Die bei den Eutardigraden und Echiniscoiden, dagegen nach dem heutigen Forschungsstande nicht bei den Arthrotardigraden vorkommenden Augen sind invertierte Pigmentbecherocellen (Fig. 25, *oc*), die den äußeren Lappen des Oberschlundganglions dicht anliegen, und zwar bald mehr rostral, bald caudal (Fig. 28). Als sogenannte „hintere Augen" die für die Eutardigraden als das Normale gelten, bezeichnet Thulin (184, p. 242) die etwa auf der Mitte des äußeren Gehirnlappens, an der Ursprungsstelle der äußeren Konnektive zwischen Gehirn und erstem Bauchganglion liegenden. Da durch Muskelinsertionen bedingte

inschnürungen den Kopf in einen vorderen und einen hinteren Abhnitt teilen, werden vor dieser Einschnürung, am Rostralende des ußeren Gehirnlappens gelegene Augen als „vordere Augen" bezeichnet. as Pigment ist bei vielen *Echiniscus*- und *Pseudechiniscus*-Species rot, ei allen anderen Tardigraden schwarz und liegt bald als einheitliche chicht, bald in Form einzelner Körnchen in einer Pigmentzelle. Nicht ur bei den verschiedenen Species und den Individuen derselben Art, ndern auch bei einem einzelnen Tier können rechtes und linkes Auge anz verschiedene Mengen von Pigment aufweisen oder das Pigment kann uch vollständig fehlen (die „blinden" Stücke und Species der Systeatiker). Bei *Milnesium* sind die ziemlich großen, sehr flachen Pigmentäpfe (vgl. Fig. 40, *oc*) im allgemeinen gleichmäßig ausgebildet. Bei llen Tardigraden umschließt der schräg nach vorn und außen geöffnete igmentbecher nur eine vom Licht abgewandte Sehzelle, die mehr yalin als die übrigen Ganglienzellen ist (Fig. 25). Die Stiftchenkappe ar bisher nicht nachweisbar, nur selten der außerhalb des Bechers legene Kern. Die zentripetalen Sehzellenfasern sind nur ein ganz leines Stück weit in das Gehirn hinein zu verfolgen; an den vorliegenden, llerdings nicht specifisch gefärbten Präparaten ist weder die Ganglienllenschicht noch die Punktsubstanz in der Gegend des Auges irgendwie on den übrigen Gehirnteilen zu unterscheiden, sodaß von einem Sehentrum vorläufig jedenfalls nicht gesprochen werden kann.

Vermutlich nicht zu den Sinnesorganen gehören die cerebralen etttropfen von *Batillipes* (Fig. 7, *ft*). Bei dieser Form tragen die ußeren Gehirnlappen etwa an der Stelle, wo bei augentragenden ardigraden die Augen stehen, hyaline, kugelförmige Gebilde, deren uftreten variabel ist. Sie liegen dem Gehirn unmittelbar auf oder ahrscheinlich zum Teil im Gehirn, können auf beiden oder nur auf ner Körperseite fehlen und bestehen manchmal aus mehreren, stark chtbrechenden Einzelkügelchen. Ähnliche lichtbrechende Körperchen nd von *Nerilla* wie von Chaetonotoiden beschrieben worden. Nach rer Löslichkeit in Alkohol und ihrem färberischen Verhalten Sudan III nd Osmiumsäure gegenüber, sind sie als Fettansammlungen zu beichnen; ein Zusammenhang mit der Häutung war nicht feststellbar.

9. Leibeshöhle und Speicherzellen

Zwischen der Epidermis und den inneren Organen liegt die geäumige Leibeshöhle, die von einer homogenen, wasserklaren Flüssigeit erfüllt ist. Nach einer Verletzung des Tieres quillt die Leibesöhlenflüssigkeit infolge des hohen Binnendruckes unaufhaltsam aus er Wunde, ohne zu gerinnen. Lance gibt an, daß in schwach saurem Wasser die austretende Leibeshöhlenflüssigkeit koaguliert (70, p. 46). nregelmäßige, manchmal schwach homogen sich färbende Körperüssigkeitsansammlungen um die Speicherzellen in den Schnitten sind

durch die Fixierung entstandene Gerinnungserscheinungen (vgl. Fig. 48, 52). Beim erwachsenen Tardigraden besitzt die Leibeshöhle weder eine als Somatopleura noch eine als Splanchnopleura zu bezeichnende endotheliale Auskleidung. Auch die mesenchymatische splanchnische Muskulatur (vgl. S. 86) läßt nicht erkennen, daß die Leibeshöhle der Tardigraden ein Hohlraumsystem ist, welches aus einem Zusammenfließen der Coelomhöhlen mit der primären Leibeshöhle unter Auflösung der Coelomwände entsteht. Diese aus der Erforschung der Ontogenie gewonnene Erkenntnis wurde angedeutet durch die Lage der Speicherzellen bei Jungtieren von *Echiniscoides sigismundi*. Bei frisch aus dem Ei geschlüpften, sechs- bis siebenkralligen Tieren dieser Species (ohne Hinterbeine gemessen etwa 70 μ lang) liegen die Speicherzellen in konstanter Anzahl und Anordnung der Epidermis an (vgl. Fig. 10). Deutlich feststellbar waren lediglich die Zellkerne, und auch deren Zahl braucht mit den gezählten 72 dorsalen, 71 ventralen nicht absolut vollständig erfaßt zu sein, da in der Dorsalansicht leicht Kerne in den Extremitäten, im Dorsal- und im Ventralbild lateral gelegene Kerne übersehen worden sein können. Da das Zellplasma nur bei einzelnen Speicherzellen zu erkennen war, ließ sich ein kontinuierliches Speicherzellenepithel nicht zeichnen; daß es einheitlich der gesamten Epidermis innen anliegend vorhanden ist, wurde aus der durch eine Reihe von 16 Individuen hindurch gezählten und konstant befundenen Zellenzahl geschlossen, wie auch aus dem Zusammenhang derjenigen Speicherzellen, deren Cytosoma überhaupt zu erkennen war. Die Auflösung des Epithels geht schon in wenig älteren Stadien, und zwar in der Weise vor sich, daß einzelne Zellen sich aus dem Zellverband lösen und frei in der Leibeshöhlenflüssigkeit flottieren, während die Mehrzahl noch der Epidermis anliegt. Auch bei 130 μ langen Tieren, deren Extremitäten teils sechs, teils sieben Krallen tragen, sitzen noch einzelne Speicherzellen fest, manchmal auch noch bei achtkralligen, 200 μ langen Tieren.

Die Zellkonstanz der Speicherzellen besteht nur, solange sie im epithelialen Verbande verbleiben; die dissoziierten, frei in der Leibeshöhlenflüssigkeit flottierenden, kugeligen Zellen, die durch die Bewegungen des Tieres hin und her gerollt werden, zeigen Mitosen, also Fälle von Zellvermehrung, wie auch als Amitose des Kernes deutbare Erscheinungen. Es kommen nämlich zwei- und dreikernige Speicherzellen vor, und nicht selten sieht man die in Fig. 59, b_4, abgebildeten Stadien, also langgestreckte, eingeschnürte Kerne, die zu mehrkernigen Speicherzellen hinleiten könnten und danach als amitotische Teilungsbilder zu bezeichnen wären. Daß bei den Speicherzellen den direkten Kernteilungen keine Zellteilungen folgen, entspricht dem vielfach von diesem Teilungsmodus Mitgeteilten. Amitotische Kernteilung ist unter anderem auch von den Fettzellen der Insekten bekannt geworden. Da die Speicherzellen der Eutardigraden auch auf Fett-

färbungen ansprechen, und Luteïn in den Speicherzellen des *Macrobiotus coronifer* nachgewiesen worden ist (140, p. 498), wird man Plate's Ansicht beipflichten, daß die Speicherzellen eine Art Fettkörper darstellen, dessen Zellen isoliert sind, anstatt zu einem Gewebe verbunden zu sein (109, p. 496—497). Übrigens wird nicht nur Fett in den Reservestoffträgern gespeichert, sondern es wurden auch Körnchen in ihnen gefunden, die sich nach Jodbehandlung hellblau färbten (70, p. 46). Die für den Durchmesser der Speicherzellen angegebenen Zahlen 55 bis 110 μ (70, p. 46) sind irrtümlich; für *Macrobiotus grandis* wird ein Speicherzellendurchmesser von 25 μ angegeben (161, p. 13). Meine Messungen, die sich auf Eutardigraden beziehen, ergeben 5—10 μ; die Speicherzellen der Mehrzahl der bisher untersuchten Heterotardigradengattungen sind kleiner. Bei *Batillipes* sind viele und sehr kleine Speicherzellen vorhanden; der geringen Größe der Zellen entspricht eine bei dieser Art in allen somatischen Zellen, nicht dagegen in den Eizellen, zu konstatierende Kleinheit der Kerne. Auch die Speicherzellen von *Tetrakentron* und *Echiniscoides* sind klein und von der ersten Gattung nur aus Schnitten bekannt. Bei *Echiniscoides* sind in Tieren, die unter günstigen Ernährungsverhältnissen leben, zahlreiche, durch den ganzen Körper verteilte Speicherzellen in ständiger Bewegung wie bei den Eutardigraden zu sehen. Die Gattungen *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* besitzen wenige, nicht durch besondere Kleinheit auffallende Speicherzellen.

Die Bedeutung der Speicherzellen als Reservestoffträger ist einmal daran zu erkennen, daß zunächst die in ihnen enthaltenen Granula bei hungernden und im Stadium der Eibildung (138, p. 62) befindlichen Tieren abnehmen, dann die Körper der Zellen kleiner werden und schließlich die Zahl der Speicherzellen, vermutlich durch Zellzerfall geringer wird. Die Menge der Speicherzellen und der in ihnen enthaltenen Körnchen, wie auch die Farbe dieser Granula ist korreliert mit dem Ernährungszustand, der aus Reichtum und Farbe der Nahrungskörnchen in den Mitteldarmzellen zu ersehen ist. Durchsichtigen Hungertieren mit nur vereinzelten, hellen Speicherzellen stehen solche, die reichlich Futter haben und die mit großen, körnchenreichen, bei manchen Species gelben Speicherzellen vollgestopft sind, gegenüber. Aber auch cytologisch läßt sich die normale Funktion der Speicherzellen im Leben der Tardigraden von einer Häutung zur nächsten beobachten. In einer Population von Tieren, die unter normalen, also günstigen Ernährungsbedingungen leben, zeigen diejenigen Stücke, die ihren Buccalapparat ausgestoßen haben oder ausstoßen (Simplexstadien, vgl. S. 171), von großen Vakuolen erfüllte Speicherzellen (vgl. Fig. 11, *b*). Die zwischen den Vakuolen stehen gebliebenen Cytoplasmabrücken sind dicht-körnig und dunkel, sodaß der Kern wenig deutlich zu erkennen ist. Während der mehrtägigen Periode der Neubildung der Stilette und der Vorder-

darmauskleidung kann das Tier nicht fressen und zehrt von den in den Vakuolen der Speicherzellen angehäuften Nährstoffen. Kurz nach vollendeter Häutung der Cuticula, also bei Abschluß der Hungerperiode, sind die Vakuolen, deren Inhalt verbraucht ist, verschwunden; das ziemlich homogene Plasma ist annähernd gleichmäßig über die ganze Zelle verteilt und sieht demgemäß heller aus, sodaß der dunkle Kern sich scharf heraushebt (vgl. Fig. 20, *b*). In der zwischen zwei Häutungen liegenden Zeit bilden sich allmählich wieder Vakuolen in den Speicherzellen.

Nicht nur in den Speicherzellen, sondern auch frei in der Leibeshöhlenflüssigkeit flottierend, finden sich bei Hetero- wie Eutardi-

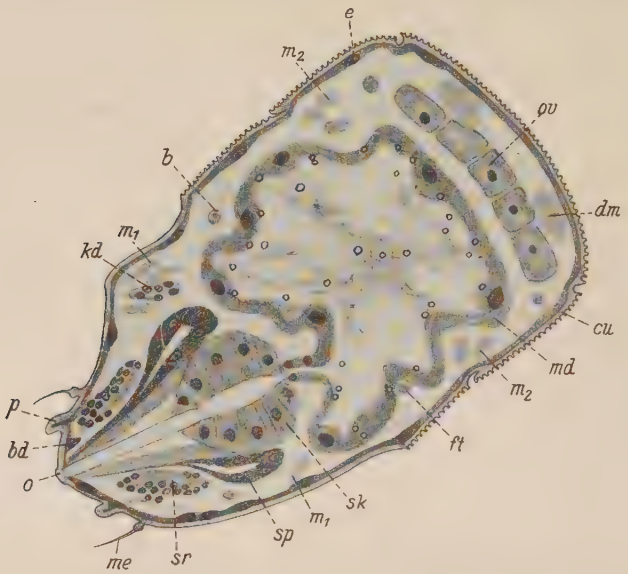


Fig. 29. Frontalschnitt durch die Rostralhälfte eines *Echiniscus blumi*-♀. Die Krallendrüse (*kd*) und die Muskeln m_1 gehören zum ersten, die Muskeln m_2 zum zweiten Beinpaar. Etwa 800 : 1. (Nach 78.)

graden Reservestoffanhäufungen. Bei den Eutardigraden sind es kleine Tröpfchen, wohl die „globules simples" Doyère's (27, p. 314), die den in den Speicherzellen befindlichen Körnchen gleichen. Die Annahme, daß die Tröpfchen von den Speicherzellen aus aktiv oder passiv in die Leibeshöhlenflüssigkeit abgegeben werden (109, p. 497), wird dadurch wahrscheinlich, daß die Tröpfchen nur bei solchen Tieren in reichlicher Menge angetroffen wurden, deren Speicherzellen viele Granula aufwiesen. Durch Zusammenfließen solche Tröpfchen mögen die mittels Fettfärbungen darstellbaren, ziemlich großen Fettkugeln entstehen, die überall in der Körperflüssigkeit von *Tetrakentron* wie *Echiniscoides* vorkommen (78, p. 116). Freilich wäre auch ein unmittelbarer Übergang der Reservestoffe aus den Darmzellen in die Leibes-

höhlenflüssigkeit denkbar, wie das bei *Echiniscus* (Fig. 29, *ft*) beobachtet wurde. Nach dem guten Erhaltungszustand der großen, bei dieser Gattung festgestellten Kugeln in Schnitten zu urteilen, die mehrfach durch Alc. abs. und Chloroform durchgeführt worden sind, handelt es sich bei *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* nicht nur um Fett, sondern auch um andere Reservestoffe. Diese großen Nahrungskugeln, die wahrscheinlich Doyère's „globules composés" sind, werden, wie gesagt, direkt von den Zellen der Darmwand in die Körperflüssigkeit hinein abgegeben. Die Korrelation der zahlreich und überall bei gut genährten Echiniscen und Pseudechiniscen vorhandenen freien Nahrungskugeln und der geringen Anzahl von Speicherzellen bei den Arten dieser Genera ist unverkennbar.

10. Muskulatur

Die Körpermuskulatur der Tardigraden besteht aus einzelnen Muskelgruppen, jeder einzelne Muskel aus einer Zelle bzw. Zellkette (vgl. S. 65). Wenngleich alle Muskeln bei den Tardigraden, mit Ausnahme der Mitteldarmmuskulatur, an der Cuticula, also einem Produkt der Epidermis, oder an Organen epidermoidaler Herkunft, wie Stomodaeum und Proctodaeum, entspringen und inserieren, kann von einem Hautmuskelschlauch nicht gesprochen werden, da sehr viele Muskeln, namentlich die dorsal entspringenden unter den Extremitätenmuskeln, im kontrahierten Zustand ohne Berührung mit der Leibeswand als freie Stränge durch die Leibeshöhle ziehen. Einige der im folgenden als dorsoventrale Muskeln besprochenen Züge umspannen bei *Echiniscoides* den Körper reifenartig, aber echte Ringmuskulatur ist das nicht, eine solche fehlt bei den Tardigraden vollständig. Die Muskulatur der Tardigraden vermag nur Biegungen, Krümmungen und Einziehungen zu bewirken, Streckmuskeln fehlen. Als Antagonist der Muskulatur wirkt der Binnendruck des Körpers.

Solange die deskriptiven Grundlagen für eine Myologie, die sämtliche Genera zu vergleichen erlaubt, fehlen, wird man sich mit der Schilderung des Muskelverlaufs je eines Vertreters jeder Ordnung bzw. Unterordnung begnügen müssen. Der auf moderne Untersuchungen gegründeten Darstellung der Muskulatur der Heterotardigraden (76, p. 513ff., 537ff.), unter denen *Echiniscoides* wegen seines Reichtums an Muskeln zunächst besprochen werden soll, ist eine durch die Untersuchungsmethode bedingte Einschränkung voranzusetzen. Der glashell-asphyktische Zustand (vgl. S. 205—206) der Eutardigraden, der für die Betrachtung der zarten, hyalinen Muskelzüge so förderlich ist, tritt in gleicher Weise bei den Heterotardigraden nicht auf. Die Untersuchung ist daher auf durchgefärbte Totalpräparate angewiesen, bietet aber keinerlei Gewähr dafür, daß wirklich alle vorhandenen Muskeln die Farbe angenommen haben. Zum Verständnis der Figuren ist zu bemerken, daß bei den runden Tieren die Muskeln durchweg gerade ver-

laufen, und die Biegungen, wie sie zum Beispiel bei dem gestreckten Muskel *Z—M* der linken Seite (Fig. 30B, Muskel *5*) vorkommen, aus zeichnerischen Gründen notwendig sind. Die über die Konturen des

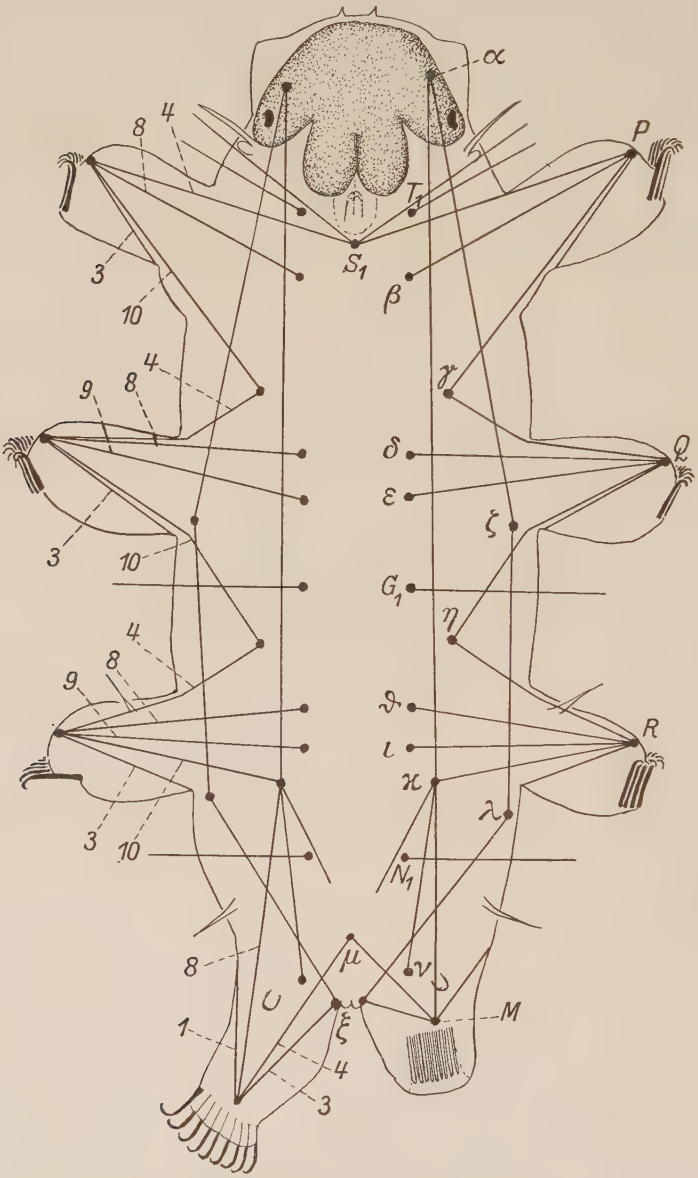


Fig. 30A. Dorsalansicht von *Echiniscoides sigismundi* mit Nervensystem und Muskulatur. Buchstaben- und Zahlenerklärung im Text, S. 52—53. Etwa 400 : 1. (Nach 76.)

Tieres hinausgezeichneten Muskeln sind die dorsoventral verlaufenden. Um über die textliche Vergleichung von Hetero- und Eutardigraden hinausgehend auch die Bilder vergleichen zu können, wurden in den

Ventralbildern (Fig. 30B bis 35B) die von PLATE bei *Macrobiotus* (109, p. 512ff.) verwendeten Buchstabenbezeichnungen für Ursprungs- und

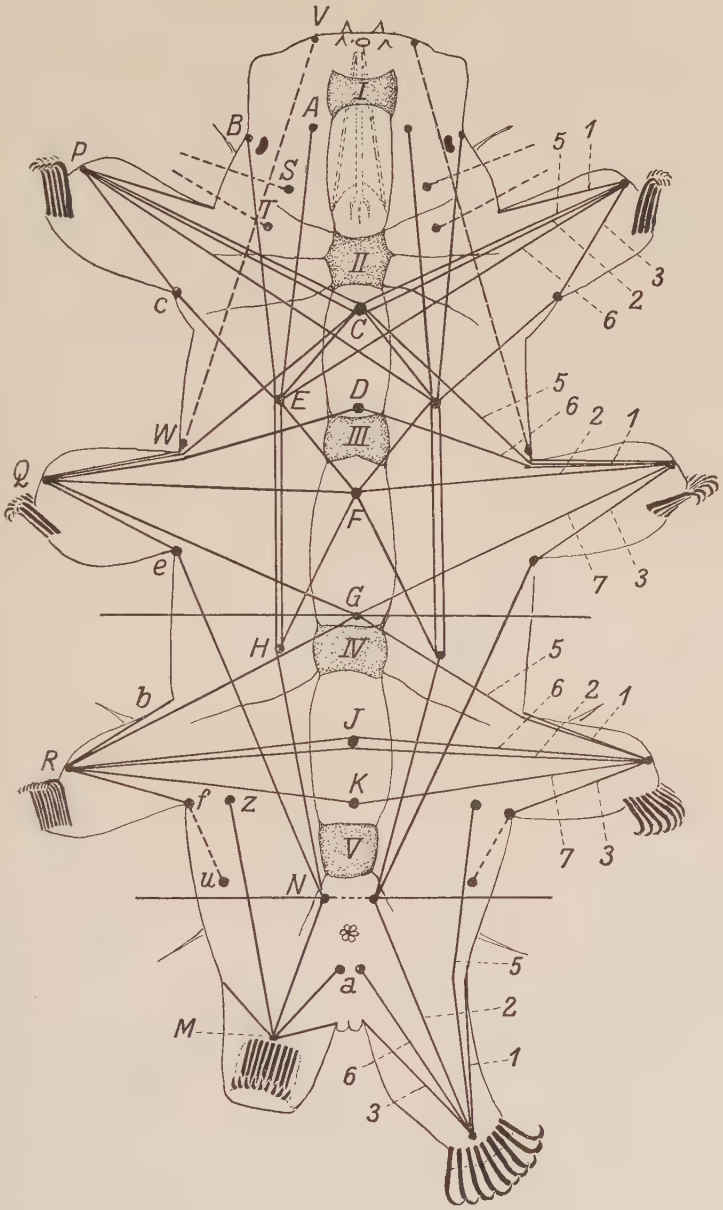


Fig. 30 B. Ventralansicht von *Echiniscoides sigismundi* mit Nervensystem und Muskulatur. Buchstaben- und Zahlenerklärung im Text, S. 52—53. Etwa 400:1. (Nach 76.)

Insertionsstellen, soweit sie ähnlich liegen, wieder benutzt. Es sind das die Punkte *A* bis *R*, mit Ausnahme des bei den Heterotardigraden fehlenden Punktes *L*. Kleinere Unterschiede, wie das Auftreten von

jederseits zwei Muskeln *C—P* (*Echiniscoides*) und *J—R* (*Echiniscoides, Batillipes*) gegenüber je einem bei *Macrobiotus* und das Vorkommen je eines direkten Muskels *P—D* bei *Macrobiotus* und *Batillipes* gegenüber dem Muskel *P—E* bei *Echiniscoides*, schwächen die im übrigen aus einem Vergleich der Bilder resultierende Homologie der ventralen Muskulatur bei Hetero- und Eutardigraden nicht wesentlich ab. In der Ventralansicht von *Echiniscoides* sind die bei *Macrobiotus* nicht beschriebenen Muskeln unterbrochen gezeichnet worden, in der entsprechenden Figur 32 B für *Batillipes* bedeutet die Unterbrechung des Strichs nur die Unsicherheit der Feststellung eines Muskelverlaufs. Die Buchstabenbezeichnung der Dorsalbilder (Fig. 30 A bis 35 A), die zwar sehr wohl einen prinzipiellen, nicht aber einen auf die einzelnen Muskelursprünge und Insertionen ausgedehnten Vergleich mit *Macrobiotus* zulassen, steht, von den Punkten *M*, *P*, *Q* und *R* abgesehen, nicht in Beziehung zu der Plate's; doch wurden hier die Bezeichnungen Plate's geändert und nach Möglichkeit wurden homologe Punkte auch gleich benannt.

Als Stammesmuskulatur haben bei *Echiniscoides* (Fig. 30) folgende vier Muskelgruppen zu gelten: 1. Die zwei dorsalen Längsmuskeln *α—ν*, denen die beiden ventralen *A—N* entsprechen. Die Zwischenansatzstellen der ventralen bei *E* und *H*, sowie ihr Parallelmuskelpaar *B—H* deuten auf eine stärkere Krümmungsmöglichkeit der Ventralseite, wie sie auch tatsächlich bei den Häutungsbewegungen und beim Einrollen der trocknenden Tiere zu beobachten ist. 2. Die bessere Muskelversorgung der Ventralseite kommt auch in den Mittelverknüpfungen zum Ausdruck, die der dorsalen Parallelen entbehren, es sind das die Muskeln *F—H*, *F—E* und *C—E*. Bei *C* verhindern das erste Bauchganglion (*II*) und der Schlundkopf die sichere Entscheidung, ob nicht ein *F—E* entsprechender rostrolateraler Muskel von *C* entspringt. 3. Am weitesten lateral verlaufen dorsal die Muskeln *α—ξ* mit Zwischeninsertionen bei *ζ* und *λ*, und ihnen entsprechen die im Bereich des zweiten Beinansatzes unterbrochenen ventralen Lateralmuskelpaare *V—W*, *e—N*. 4. Dorsoventral ziehen von der medianen dorsalen Ansatzstelle S_1 zwei ventral getrennt bei *S* inserierende Muskeln, ferner die dorsal und ventral getrennt ansetzenden Muskeln T_1—*T*, dann die dorsal getrennt bei G_1, ventral vereinigt bei *G* an die Epidermis tretenden Muskeln, und schließlich die dorsal wie ventral getrennt verlaufenden Muskeln N_1—*N*.

Alle übrigen Muskeln von *Echiniscoides* sind Extremitätenmuskeln oder, wie *f—u* und *c—E*, direkte Fortsetzungen von diesen. Bei der Zahlenbezeichnung der Extremitätenmuskeln entsprechen die Zahlen *1—4* den Baumann'schen Muskeln a—d (6, p. 646, Textfig. 6). Von diesen ist *2* ein ventral entspringender Muskel. *1* und *3* entspringen im Bein, *3* ist auch von der Dorsalseite aus zu sehen, manchmal übrigens auch *1*, der nur aus Gründen der Übersichtlichkeit in den Dorsal-

bildern (Fig. 30B, 32B) fortblieb. *1* und *3* sind Muskeln, die eine Verkürzung des Beines in sich bewirken. *4*, der bei den drei ersten Beinpaaren das angehobene Bein nach vorwärts richtet, beim vierten Beinpaar bei dessen Einziehung mitwirkt, entspringt dorsal. Außerdem sind als Extremitätenmuskeln ventralen Ursprungs zu nennen im ersten und vierten Beinpaar die Muskeln *5* und *6*, im zweiten und dritten *5*, *6* und *7*. Auch hinsichtlich der dorsal entspringenden Muskeln sind die beiden mittleren, mit Darminhalt und Gonade die Hauptlast des Körpers tragenden Beinpaare reichlicher als das erste und vierte versorgt. Das postanale Beinpaar besitzt außer Muskel *4* nur noch einen Dorsalmuskel, nämlich *8*, das erste Beinpaar außer *4* und *8* noch *10*, die beiden mittleren *4*, *8*, *9* und *10*. Die langen und starken ventralen Extremitätenmuskeln dienen der Kontraktion und der Senkung der Beine; wie bei Besprechung des Lokomotionsvorganges noch geschildert werden soll (vgl. S. 156—157), haben sie auch das auf seiner Unterlage ruhende Bein an das Substrat angeschmiegt zu halten, wobei sie allerdings durch das Einhaken der Krallen in die Algen bei *Echiniscoides* bzw. durch die an den Sandkörnern festklebenden Haftlappen bei *Batillipes* entlastet werden. Die kürzeren und schwächeren dorsalen Extremitätenmuskeln heben das Bein und richten bei Beinpaar eins bis drei das gehobene Bein vorwärts. Bei Beinpaar vier, wo nur die freilich sehr kräftige Kontraktion des Beines und außerdem Heben und Senken, nicht aber ein Vorwärtsrichten des Beines zu leisten sind (vgl. S. 157), gibt es weniger dorsal entspringende Muskeln als an den übrigen Beinpaaren.

Der auch bei *Echiniscus* stärkeren Krümmungsmöglichkeit der Ventralseite entspricht eine auch hier ventral reichlicher als dorsal vorhandene Muskulatur, deren Hauptstränge in Fig. 31A und 31B dargestellt sind. Die Bezeichnung der Muskelursprünge und Insertionen ist der von *Echiniscoides* angeglichen worden, sodaß ein Vergleich der Figuren besser die Übereinstimmungen und Verschiedenheiten des Muskelverlaufs beider Genera darlegt, als eine Beschreibung, die überdies für *Echiniscus*, dessen Muskulatur noch nicht im einzelnen untersucht worden ist, wahrscheinlich unvollständig sein würde. Die Unterschiede zwischen *Echiniscoides* und *Echiniscus* liegen, wie die zwischen *Echiniscoides* und *Macrobiotus*, besonders in der dorsalen Körpermuskulatur. Die Beziehungen zwischen Panzer und Muskulatur der caudalen Körperhälfte bei den Echiniscen mit verstärkter dorsaler Cuticula, wie sie Thulin dargestellt hat (184, p. 215ff.), sind oben (vgl. S. 6—7) behandelt worden (vgl. auch Fig. 4, 140, 144, 147, 230A).

Gleichfalls liegen besonders in der dorsalen Körpermuskulatur die Unterschiede zwischen *Echiniscoides* und *Batillipes*, dessen Muskulatur eine eingehende Bearbeitung erfahren hat (76, p. 537ff.), sodaß sie hier als Grundlage für die Arthrotardigradenmyologie benutzt werden kann

(Fig. 32). Den Vergleich mit *Echiniscoides* sollen die der nachfolgenden Beschreibung in eckigen Klammern beigefügten, auf *Echiniscoides* bezüglichen Angaben ermöglichen. An Muskeln des Stammes sind folgende vier den Muskeln bei *Echiniscoides* homologe Gruppen vorhanden:

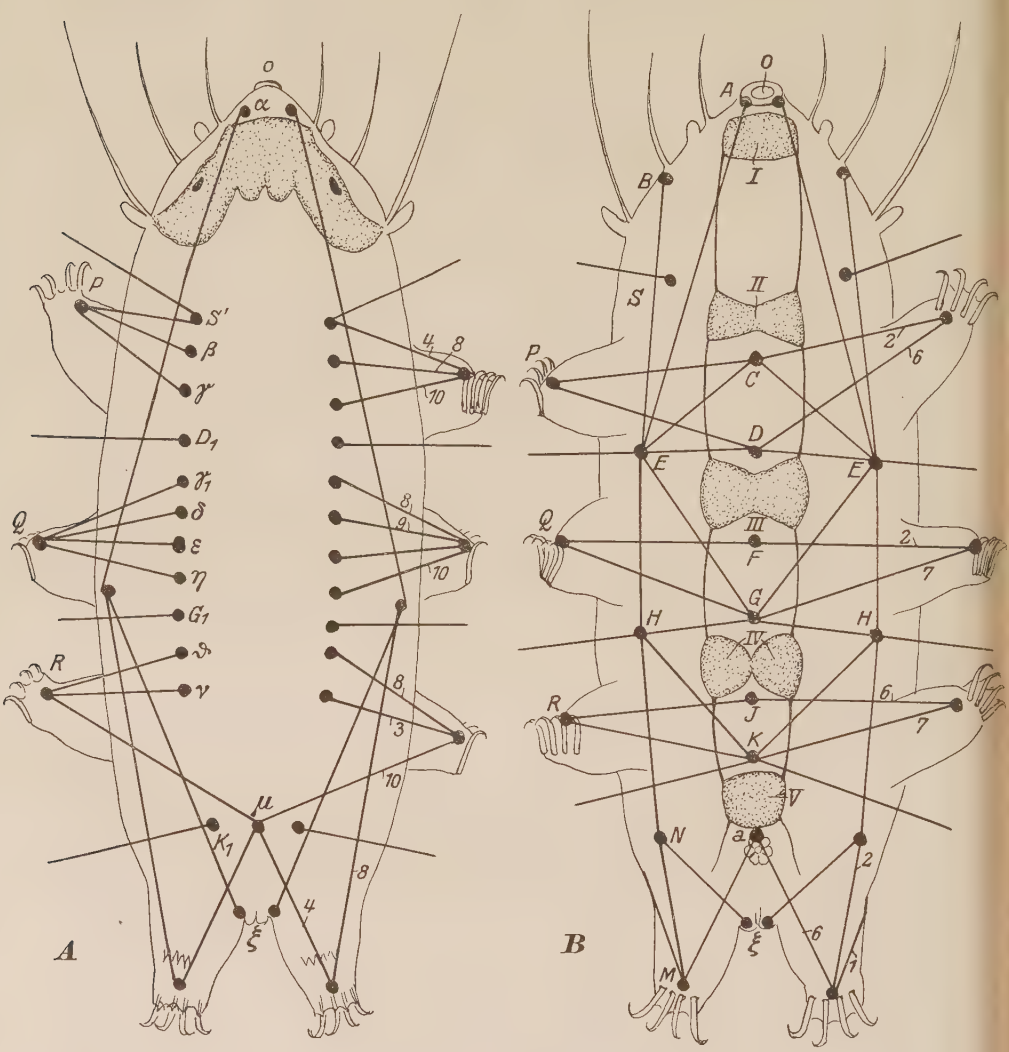


Fig. 31. Dorsal- (A) und Ventralansicht (B) von *Echiniscus parvulus* mit Nervensystem und Muskulatur. Buchstaben- und Zahlenerklärung im Text, S. 52—53. Etwa 800 : 1. (Nach 78, verändert.)

1. Die zwei dorsalen Längsmuskeln α—ν [ebenso], denen die beiden ventralen A—N [ebenso] entsprechen. Die ventralen besitzen Zwischenansatzstellen bei E und H [ebenso] und einen nach B hin nicht genau zu verfolgenden, daher unterbrochen gezeichneten Parallelmuskel H—B [ebenso]. 2. An Mittelverknüpfungen ist dorsal jederseits ein langer

Muskel π—ϱ vorhanden [fehlt]; ventral verlaufen solche Muskeln einmal von J aus: J—b [fehlt], dann von H aus: H—F [ebenso, außerdem

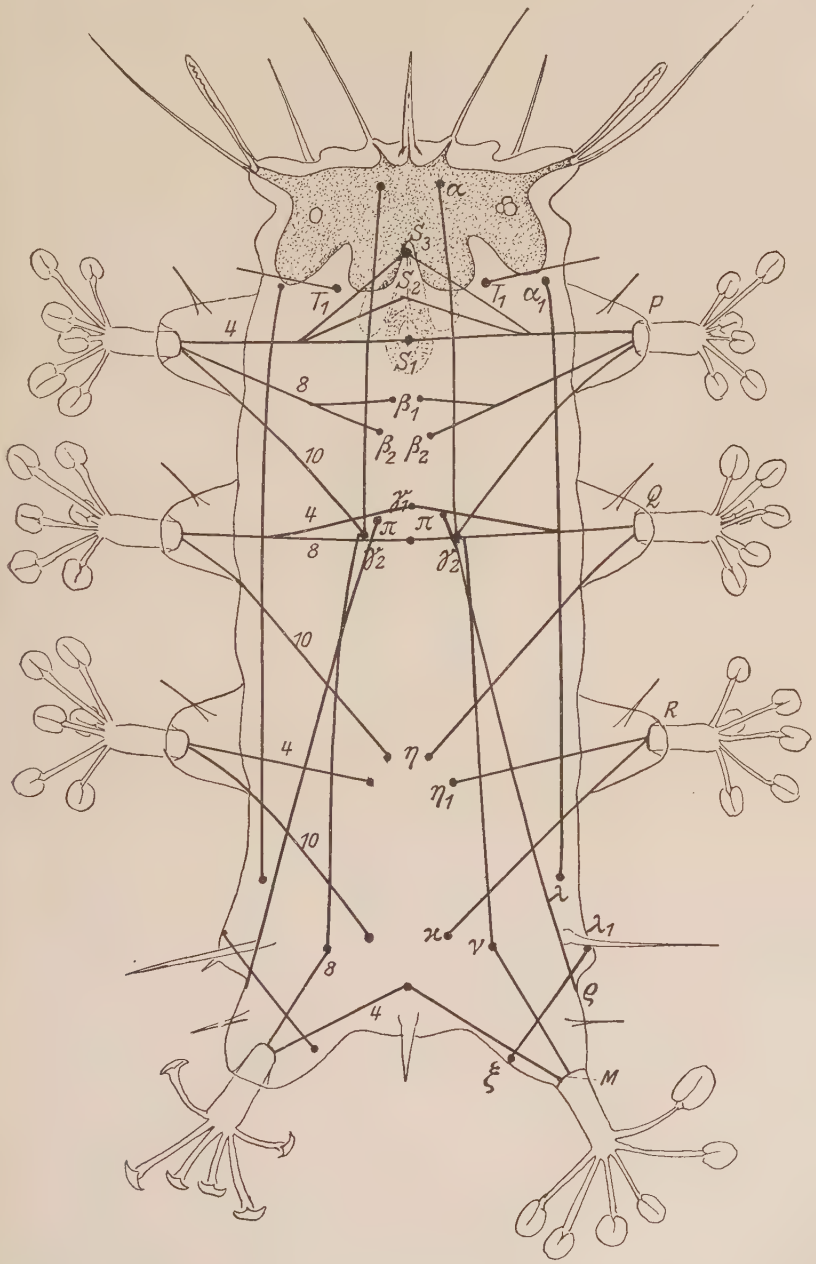


Fig. 32 A. Dorsalansicht von *Batillipes mirus* mit Nervensystem und Muskulatur. Buchstaben- und Zahlenerklärung im Text, S. 54—57. Etwa 400 : 1. (Nach 76.)

F—E, E—C] und von X aus sich kreuzend: X—W_1 [fehlt]. 3. Dorsal ziehen am weitesten lateral α_1—λ und λ_1—ξ [α—ξ mit Zwischenansatz-

stellen bei ζ und λ]. Ventral entsprechen ihnen die im Bereich des zweiten und dritten Beinpaares [des zweiten] unterbrochenen V—W_1

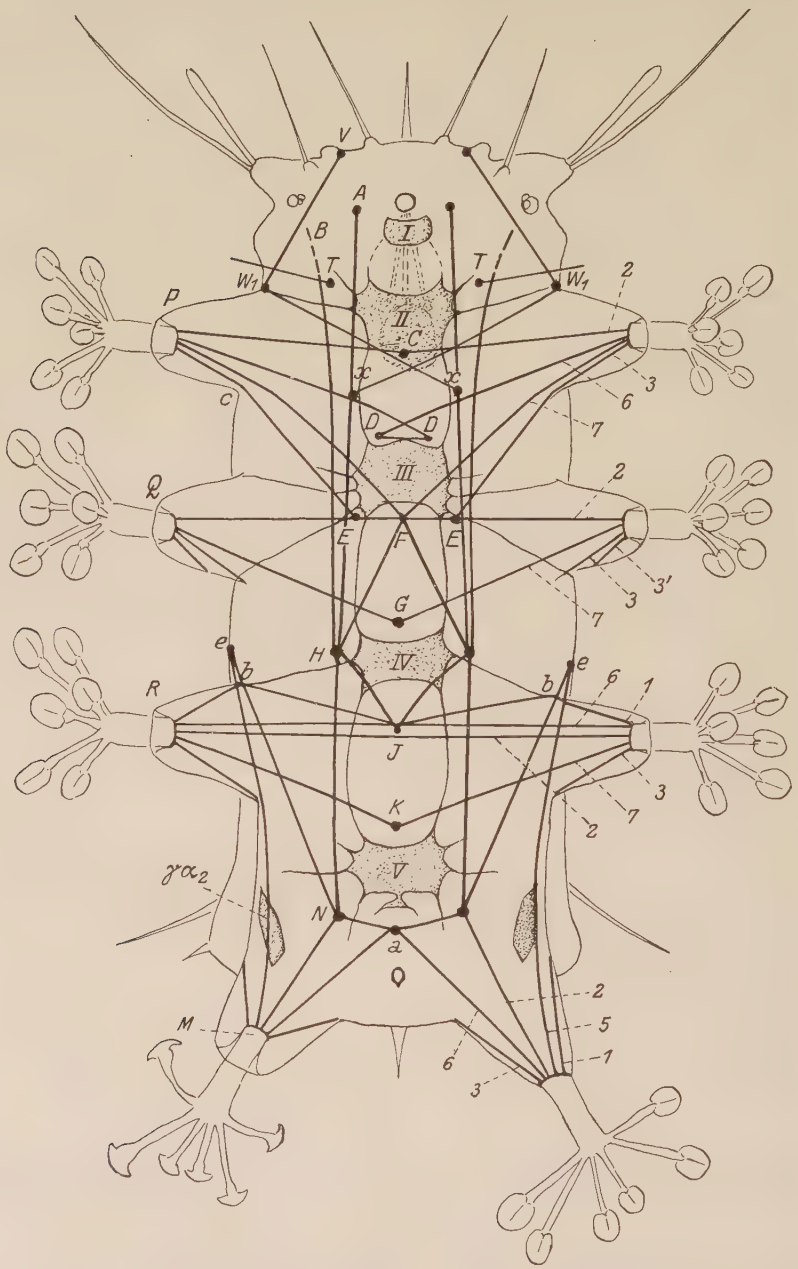


Fig. 32 B. Ventralansicht von *Batillipes mirus* mit Nervensystem und Muskulatur. Buchstaben- und Zahlenerklärung im Text, S. 54—57. Etwa 400 : 1. (Nach 76.)

[V—W] und e—N [ebenso]. 4. An dorsoventralen Muskeln sind nur im Kopfsegment zwei dorsal wie ventral getrennt ansetzende Muskeln

T_1—T vorhanden [ebenso, außerdem S_1—S, G_1—G, N_1—N]. Die Homologisierung von T_1—T bei *Batillipes* und *Echiniscoides* ist schematisiert, da bei dem letzten alle dorsoventralen Muskeln subepidermoidal verlaufen, den Körper reifenartig umspannend, während sie bei *Batillipes* senkrecht, frei die Leibeshöhle durchziehen.

Für die Zahlenbezeichnung der Extremitätenmuskeln von *Batillipes* gilt das bei *Echiniscoides* Gesagte; auch hier besitzt der Muskel *3* Fortsetzungen nach innen, so *c*—*E* [ebenso, außerdem *f*—*u*]. Die das Bein in sich verkürzenden, nur im Ventralbild gezeichneten Muskeln *1* und *3* sind im postanalen und im dritten Beinpaar vorhanden [ebenso], im zweiten ist *3* verdoppelt (Fig. 32B, *3'*) und *1* fehlt [*1* und *3* einfach vorhanden], im ersten fehlt *1*, *3* ist vorhanden [*1* und *3* vorhanden]. Von den übrigen ventral entspringenden Muskeln *2*, *5*, *6*, *7* besitzt das vierte Beinpaar *2*, *5*, *6* [ebenso], das dritte *2*, *6*, *7* [ebenso, außerdem *5*], das zweite *2*, *7* [ebenso, außerdem *5* und *6*], das erste *2*, *6*, *7* [*2*, *5*, *6* vorhanden, *7* fehlt]. Dorsal entspringende Extremitätenmuskeln des letzten Beinpaares sind *4* und *8* [ebenso], das dritte Beinpaar besitzt *4* und *10* [ebenso, außerdem *8* und *9*], im zweiten finden sich *4* mit *8* verschmolzen und *10* mit einer Abzweigung [*4*, *8*, *9*, *10* getrennt und einfach]. Das erste Beinpaar versorgt der Muskel *4* mit einer dreifachen bei S_1, S_2, S_3 entspringenden Verzweigung, ferner Muskel *8* mit einer Gabelung am Ursprung bei β_1 und β_2 und Muskel *10* [*4*, *8*, *10* einfach]. Insgesamt 74 Extremitätenmuskeln von *Echiniscoides* stehen im ganzen 58 bei *Batillipes* gegenüber. Die Notwendigkeit muskulöser Klammerbeine für ein Tier der Brandungszone, wie *Echiniscoides*, und die einen Teil der Muskelarbeit kompensierenden Haftlappen bei *Batillipes* wären als denkbare Erklärungen dieses Unterschiedes vielleicht erwähnenswert.

Vergleicht man zur Begründung mancher aus dem Vorstehenden nicht ohne weiteres ersichtlichen Homologisierungen den Verlauf einzelner Muskeln bei *Batillipes* und *Echiniscoides*, so wäre zunächst auf den Extremitätenmuskel *5* des vierten Beinpaares aufmerksam zu machen, der bei *Echiniscoides* als *M*—*Z* bezeichnet wurde und hier von *M* bis *e* verläuft. Muskel *D*—*P*, der Muskel *6* des ersten Beinpaares, entspricht demselben Muskel bei *Macrobiotus* (vgl. Fig. 34B). Wenn die bei *Batillipes* schon vorhandene Kreuzung der Muskeln *P*—*D* über *D* hinaus weitergeht, tritt jeder dieser Muskeln wie bei *Echiniscoides* an denjenigen Punkt *E* heran, der sich auf der seiner Insertionsstelle gegenüberliegenden Seite befindet. *Batillipes* steht also in diesem, für das natürliche System freilich belanglosen Charakter zwischen *Echiniscoides* und *Macrobiotus*. Auch das Fehlen des bei *Echiniscoides* vorhandenen Extremitätenmuskels *5* im ersten Beinpaar, oder mit anderen Worten der einfache, unverdoppelte Muskel *P*—*C* (an der Originalstelle 76, p. 541, steht irrtümlich *P*—*D* statt *P*—*C*), zeigt eine Übereinstimmung von *Batillipes* und *Macrobiotus*.

Von *Tetrakentron* sind nur die Hauptzüge der Muskulatur bekannt, wie sie Fig. 33A und 33B zeigen. Die Muskelzellen dieses Ektoparasiten sind sehr breit und bei keinem anderen Tardigraden auch nur annähernd ebenso dick. Die Kontraktion der dorsalen Muskeln dürfte ein Anpressen des schildförmigen Körpers an das Substrat, die der ventralen eine Loslösung bewirken; zur Aufrechterhaltung der

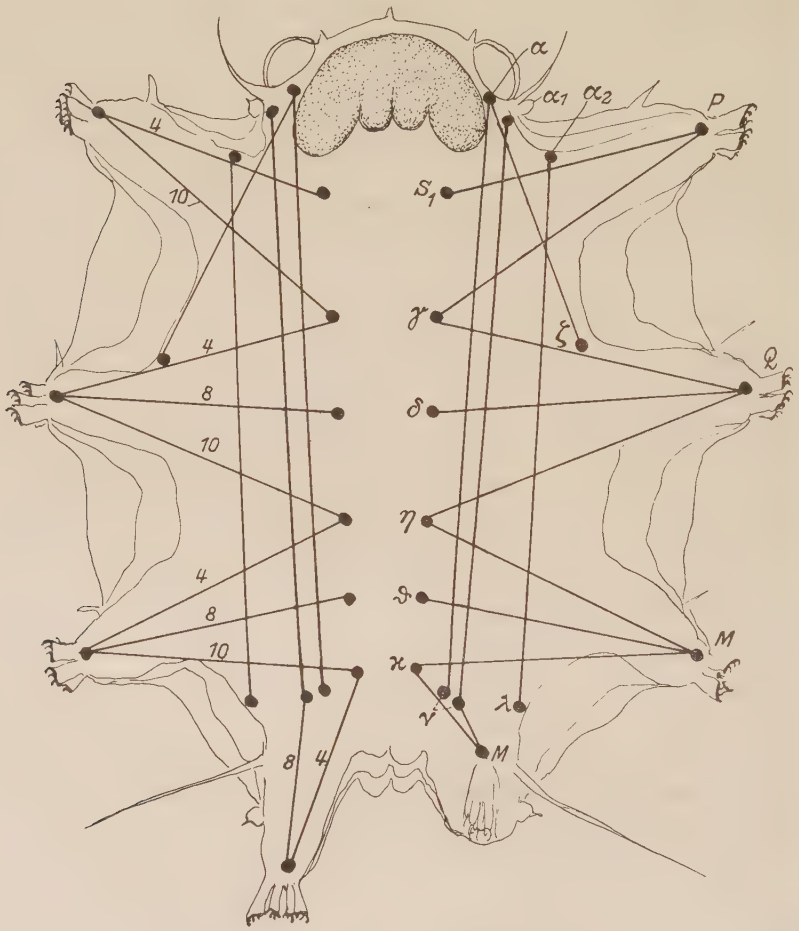


Fig. 33 A. Dorsalansicht von *Tetrakentron synaptae* mit Nervensystem und Muskulatur. Buchstaben- und Zahlenerklärung im Text, S. 52—53. Etwa 700 : 1.

gesenkten Lage des Beines in der Ruhe, wie zur Einziehung und Vorwärtsrichtung bei der Lokomotion dienen die gleichfalls sehr starken Extremitätenmuskeln.

Die Beschreibung des Muskelverlaufes bei *Macrobiotus*, der als Vertreter der Eutardigraden geschildert sei (Fig. 34), muß in erster Linie auf Plate's Angaben (109, p. 512ff.) fußen, da eine moderne Untersuchung fehlt. Allerdings stimmen einzelne der die

enannte Arbeit begleitenden Bilder (109, tab. 21, fig. 19 und 20) icht mit anderen (109, tab. 22, fig. 21 und 22) überein, sondern die eilansicht (l. c., fig. 19) enthält weniger, das Lateralbild (l. c., fig. 20) ehr Muskeln, als nach den Dorsal- und Ventralansichten (l. c., fig. 21, 2) zu erwarten wäre. Von späteren Veröffentlichungen über die Mus-ulatur von *Macrobiotus* erscheint die eine (70, p. 50ff.) in ihrem Text

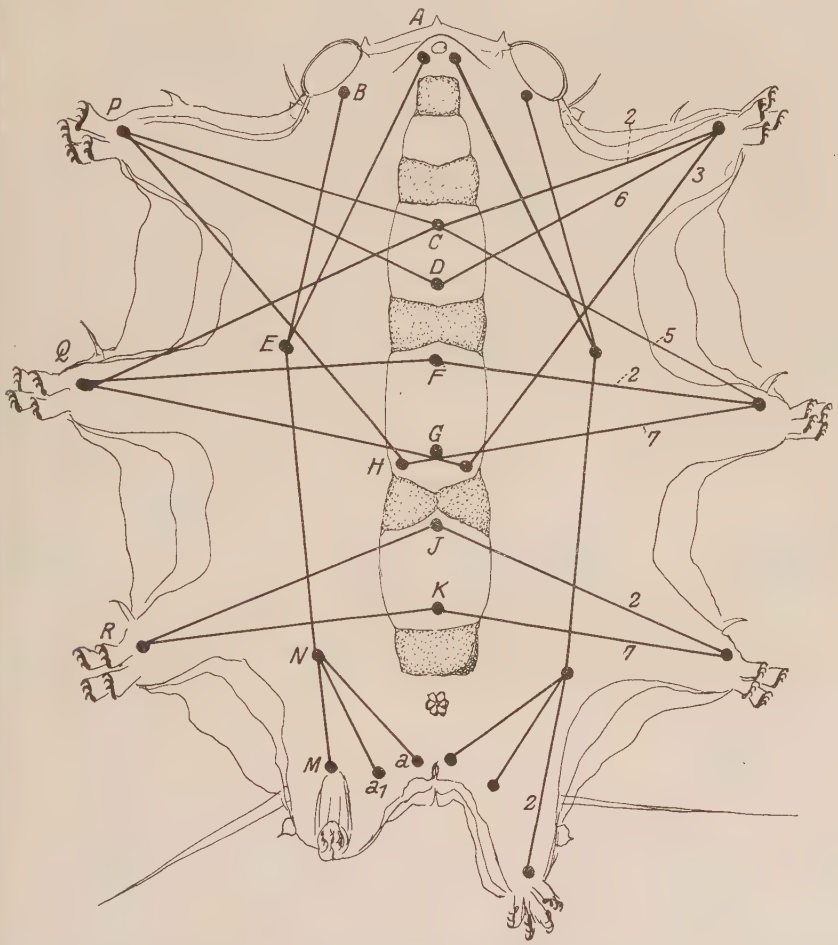


Fig. 33 B. Ventralansicht von *Tetrakentron synaptae* mit Nervensystem und Muskulatur. Buchstaben- und Zahlenerklärung im Text, S. 52—53. Etwa 700 : 1.

wohl berücksichtigenswert, aber die für das Verständnis dieser komplizierten Bauverhältnisse so unentbehrlichen Bilder, namentlich die Dorsalansicht (70, tab. 2, fig. 3), lassen die Ursprünge und Insertionen nicht klar erkennen. Der gleiche Mangel beeinträchtigt auch die Brauchbarkeit der letzten ausführlichen Studie über die Muskeln von *Macrobiotus* (3, p. 272ff., tab. 16, fig. 15).

Die Stammesmuskulatur von *Macrobiotus* läßt folgende Gruppen unterscheiden: 1. Jederseits ein ventraler Längsmuskel *A*—*M* mit Zwischenansatzstellen bei *E* und *H*, nach Basse auch bei *K* und *L*. Im vorderen Körperdrittel besitzt dieser Muskel einen Parallelmuskel *B*—*E*, auf Höhe des dritten Ganglions einen ebensolchen *H*—*L*. Dor-

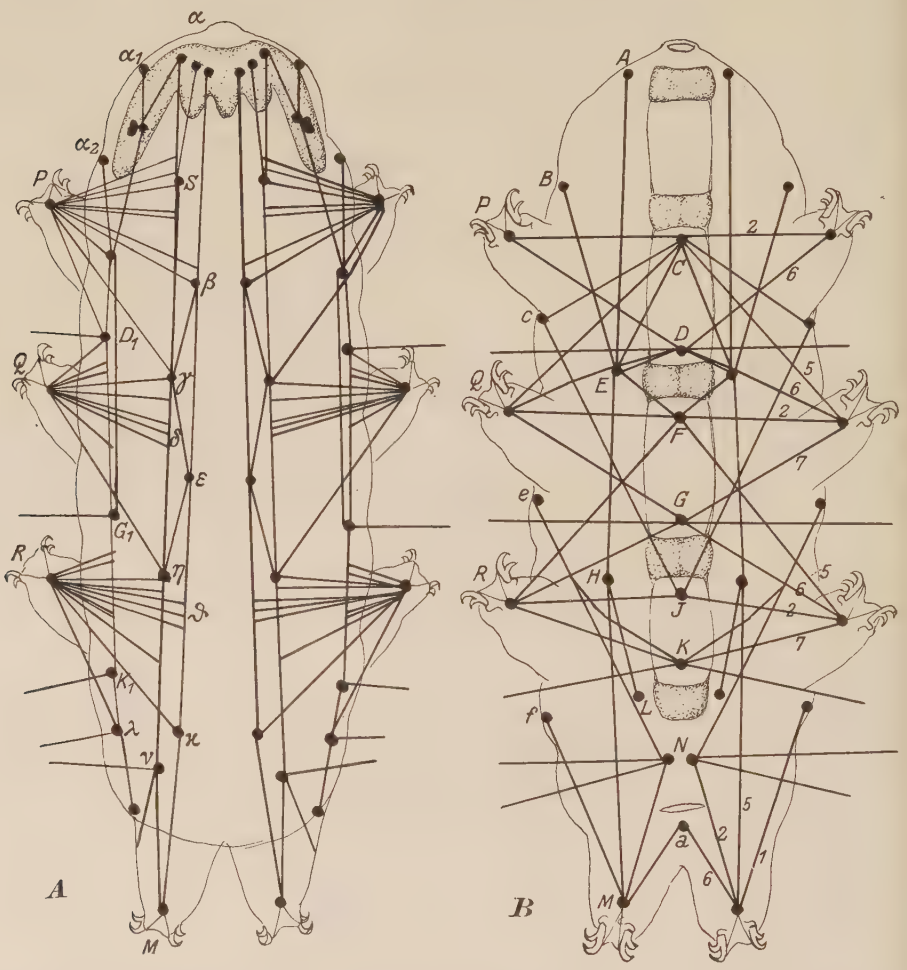


Fig. 34. Dorsal- (A) und Ventralansicht (B) eines *Macrobiotus* mit Nervensystem und Muskulatur. Buchstaben- und Zahlenerklärung im Text, S. 52—53, 60—61. Etwa 300 : 1. (Nach 109, verändert.)

sale Längsmuskeln sind jederseits α—$\varkappa$—*M* und α—ν. Zwischen beiden verlaufen zickzackförmig angeordnet diagonale Verbindungen, und zwar sind es nach Plate jederseits 3, nach Basse 5 Muskeln. 2. Mittelverknüpfungen in dem bei *Echiniscus* und *Batillipes* gebrauchten Sinne fehlen, wie bei *Echiniscoides*, dorsal; ventral sind solche bei *C*—*E*, *D*—*E* und *E*—*F* vorhanden. 3. Lateroventral verlaufen die Muskeln

'—*c*, *c*—*J* und *e*—*N*; von dem letzten geht ein Zweig nach *K* ab, der Muskel *e*—*K*. Dorsolateral verläuft von *v* aus ein in seiner ventralen Insertion nicht erkannter Muskel. 4. An dorsoventralen Muskeln werden genannt: $D—D_1$, $G—G_1$, $K—K_1$, $N—\lambda$ und $N—\nu$. Diese große Zahl dorsoventraler Muskeln im Rumpfabschnitt des Körpers findet sich ähnlich bei *Echiniscus*, hinzu kommt hier noch der doppelte, sonst nur bei *Echiniscoides*, und zwar einfach, vorhandene Muskel $N—N_1$.

Über die Extremitätenmuskulatur von *Macrobiotus* herrscht noch Unklarheit, Plate zeichnet für das erste bis dritte Beinpaar bis zu 12 von dorsal, 2—6 von ventral kommende Muskeln, Basse maximal 7 dorsale, 7 ventrale, Lance 10 dorsale, 5 ventrale; Baumann, der 9 Muskeln im ganzen angibt, von denen überdies 2 lediglich an der Extremitätenbasis inserieren (6, p. 645ff.), hat offenbar nicht alle Muskeln berücksichtigt. Von den hier als *P*, *Q*, *R*, *M* bezeichneten Punkten zur Umbiegungsstelle der größeren Kralle, in der Ausdrucksweise der Systematiker zum Hauptast jeder Kralle, soll je eine haarfeine Sehne verlaufen, deren Bedeutung oben erwähnt wurde (vgl. S. 31) und die bei Erörterung der Physiologie der Bewegung der Tardigraden behandelt werden soll (vgl. S. 159).

Eine Beschreibung der Muskulatur von *Milnesium* muß auf die hervorragende Darstellung Doyère's zurückgreifen (27, p. 337ff., Tab. 17, 18, 19), deren Überarbeitung freilich unumgänglich notwendig wäre. Eine solche wurde hier dadurch vorbereitet, daß die Muskelursprünge und Insertionen, soweit es sich um Punkte handelt, die den für andere Tardigraden (namentlich *Echiniscoides* und *Batillipes*) gefundenen homolog zu sein scheinen, ebenso wie bei diesen, also von der Originalarbeit abweichend, beschriftet wurden (Fig. 35), und daß in den Abbildungen schärfer als bei Doyère die Topographie berücksichtigt wurde. Es ist sehr wohl möglich, in der Ventralansicht bei asphyktischen Tieren dorsale Muskeln und ventrale in der Dorsalaufsicht zu sehen, aber die hier gegebenen Figuren lassen das unberücksichtigt und geben dorsale bzw. dorsolaterale und ventrale bzw. ventrolaterale Muskeln in der gleichen schematisierten Trennung wieder, wie bei den übrigen Arten. Die dorsoventralen Muskeln ragen wiederum seitlich über die Konturen des Tieres hinaus.

Die Einteilung der Stammesmuskulatur, die bei *Milnesium* namentlich dorsal reich entwickelt ist, kann nach den üblichen vier Gruppen vorgenommen werden. 1. Ventrale Längsmuskeln sind jederseits *A*—*M* mit Zwischenansatzstellen bei *A''*, *E*, *H*, *L*, *N*. Jederseits verlaufen zu diesem ventromedianen Hauptmuskel im Kopfteil des Tieres zwei Parallelmuskeln: *A'*—*A''* und *B*—*E*. Dorsomediane Längsmuskeln sind wie bei *Macrobiotus* ausgebildet, also jederseits zwei Muskeln: $\beta—\varkappa—M$ und $\alpha_1—\varkappa_1—M$, die untereinander durch acht diagonale, im Zickzack verlaufende Muskeln verbunden sind. Plate (109, p. 515)

hat diese diagonalen Muskeln bei *Milnesium* nicht gesehen. 2. Wie bei *Macrobiotus* fehlen dorsale Mittelverknüpfungen, an ventralen

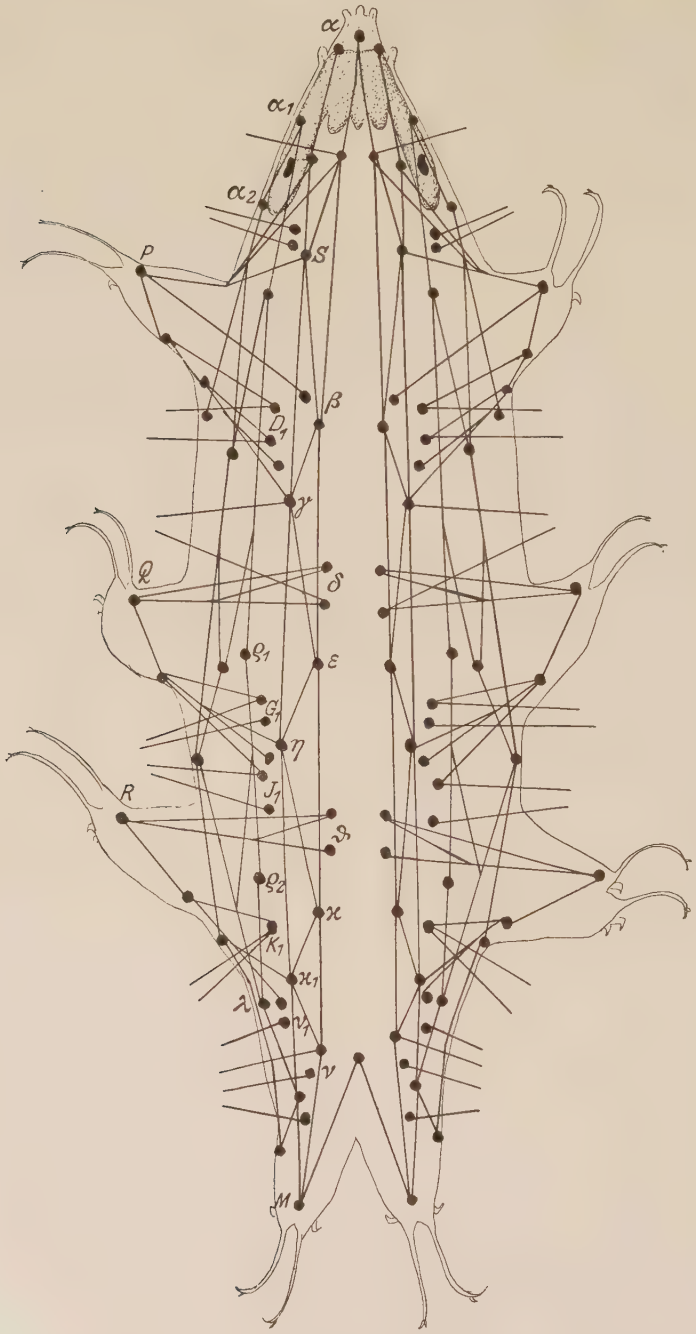


Fig. 35 A. Dorsalansicht von *Milnesium tardigradum* mit Nervensystem und Muskulatur. Buchstaben- und Zahlenerklärung im Text, S. 61—64. Etwa 200 : 1. (Nach 27, verändert.)

verden, etwas lateral gelegen, die folgenden sieben angegeben: *C—E*, *E—F*, *F—H*, *H—J*, [*J—L*], *L—N*$_2$, *N—O*. Hinzu kommen drei rein

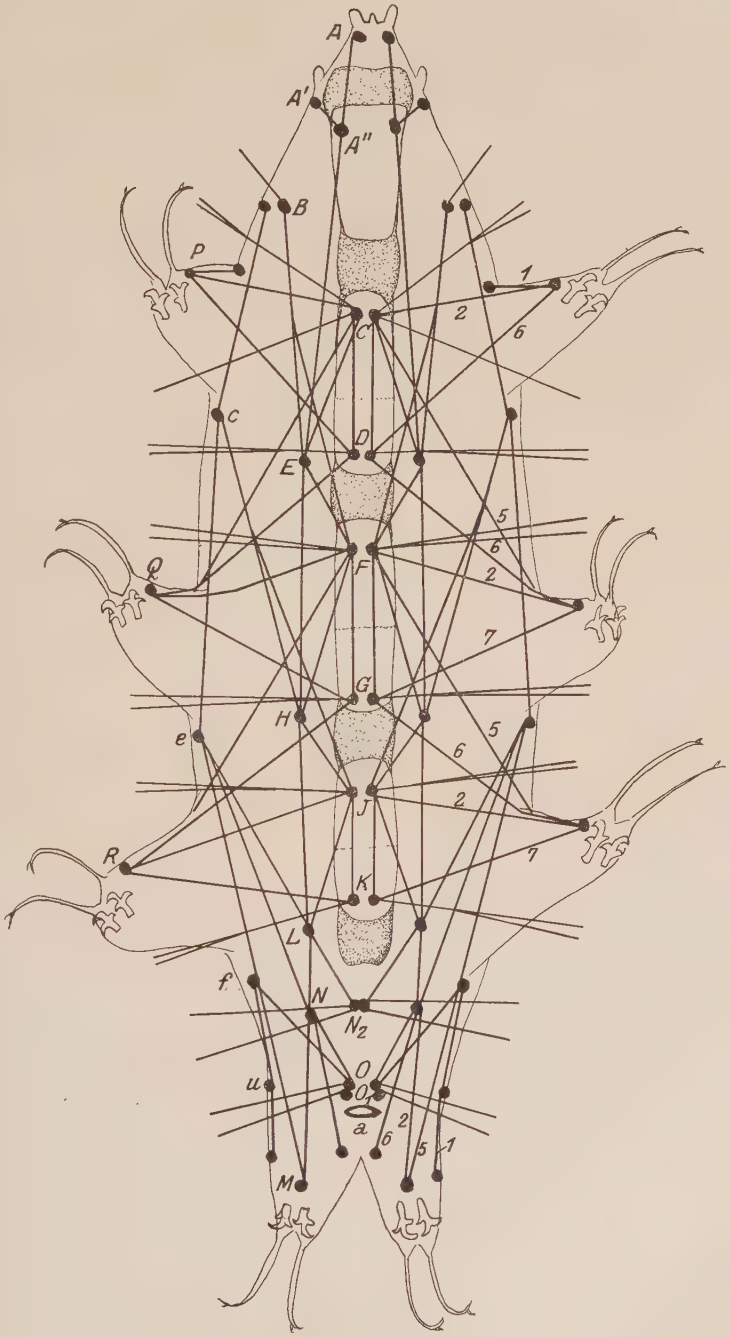


Fig. 35 B. Ventralansicht von *Milnesium tardigradum* mit Nervensystem und Muskulatur. Buchstaben- und Zahlenerklärung im Text, S. 61—64. Etwa 200 : 1. (Nach 27, verändert.)

mediane: [*C*—*D*], [*F*—*G*], [*J*—*K*]. Die hier mit eckigen Klammern versehenen, sowie wahrscheinlich *H*—*J*, hat Plate (109, p. 515) bei seiner Nachuntersuchung nicht wiedergefunden. 3. Lateroventral verlaufen die Muskeln: [*B*—*F*], *B*—*E*, *c*—*J*, *c*—*H*, *e*—*L*, *e*—*N*, *f*—*O*. Dorsolaterale Muskeln sind: α_1—λ mit zwei Zwischenansatzstellen ϱ_1 und ϱ_2 mit dem Parallelmuskel α_1—ϱ_1. Eine Querverbindung zwischen den beiden Muskeln α_1—ϱ_1 derselben Seite, sowie Anastomosen, Kreuzungen und Bifurcationen, die das System von α_1—λ in einer der Beschreibung unzugänglichen Weise komplizieren, sind in Fig. 35A eingezeichnet. 4. An dorsoventralen Muskeln werden eine Reihe von Muskeln angegeben, von denen nur die ventralen Ansatzpunkte bekannt sind, die dorsalen liegen zwischen dem dorsomedianen Längsmuskel und dem dorsolateralen Muskel α_1—ϱ_1—ϱ_2—λ. Die ventralen Insertionsstellen sind *C*, *D*, *F*, *G*, *J*, *K*, N_2, *O*, O_1. Von *C* gehen zwei Muskeln aus, von *D* und den folgenden Punkten bis *K* je einer, der sich teilt, von N_2 wiederum zwei und von *O* und O_1 je ein ungeteilter.

Bezüglich der Extremitätenmuskulatur von *Milnesium* ist noch kein klares Bild zu gewinnen; Doyère (27, p. 341—342) unterscheidet außer den dorsal und den ventral entspringenden Beinmuskeln noch sogenannte innere Muskeln, deren Ursprünge und Insertionen anscheinend innerhalb der Extremität liegen, aber nicht näher bezeichnet sind. Nach Doyère sind im ersten Beinpaar je 10 dorsale, 3 ventrale und 5 innere Muskeln vorhanden, im zweiten Beinpaar je 8 dorsale, 4 ventrale, 6 innere, im dritten Beinpaar je 8 dorsale, 5 ventrale und 6 innere und im letzten Beinpaar je 4 dorsale, 3 ventrale und 1 innerer Muskel.

Überblickt man die Muskulatur der Tardigraden im ganzen, soweit die Unterlagen dafür ausreichen, so ergeben sich folgende allgemeine Grundlinien: Die Muskulatur der Tardigraden zeigt in ihrer Anordnung eine deutliche Metamerie, denn wenn auch einzelne Muskeln, wie die dorsomedianen Längszüge, durch das ganze Tier hinziehen, so sind doch auch diese durch Zwischenansatzstellen segmental untergeteilt. Bei allen Tardigraden sind Muskeln des Stammes und der Extremitäten zu unterscheiden und bei den Stammesmuskeln wiederum vier Gruppen: erstens dorsomediane und ventromediane Längsmuskeln zweitens Mittelverknüpfungen, drittens dorsolaterale und ventrolaterale und viertens dorsoventrale Muskeln. Nur bei *Batillipes* gibt es jederseits eine dorsale Mittelverknüpfung, die fast schon zu den dorsolateralen Muskeln gehört, sonst sind die Mittelverknüpfungen ausschließlich Ventralmuskeln. Bei allen Tardigraden ist der Bauch reichlicher als der Rücken mit Muskeln versorgt, das entspricht einem bei allen Formen mehr ventralwärts als dorsalwärts gerichteten Krümmungsmodus. Die Eutardigraden, die sich mehr als die Heterotardigraden dorsalwärts, namentlich mit dem Vorderkörper, emporbiegen,

esitzen nicht wie die Heterotardigraden nur einen, sondern zwei dorso-
nediane Längsmuskeln jederseits. Die Zahl der Muskelzellen ist durch
ie Genera hindurch nicht konstant; mögen die von Doyère (27,
. 341) angegebenen Zahlen von im ganzen 165 Muskeln des Stammes
nd insgesamt 126 Extremitätenmuskeln bei *Milnesium* auch vielleicht
u hoch sein, so zeigen doch die nach Möglichkeit genau analysierten
'ormen wie *Echiniscoides* mit 26 Stamm- und 74 Extremitätenmuskeln
nd *Batillipes* mit 24 Stamm- und 58 Extremitätenmuskeln, daß
Interschiede bestehen. Übrigens dürfen diese für die Heterotardigraden
enannten Zahlen nicht als Zahlen der Muskelzellen angesehen werden,
a die bei der vorstehenden topographischen Beschreibung der Muskel-
üge als Zwischenansatzstellen bezeichneten Stellen innerhalb eines
Iuskels Anfangs- oder Endpunkte je einer Zelle sind. So würde zum
Beispiel der ventromediane Längsmuskelzug von *Echiniscoides* *A*—*N*
nit den Zwischenansatzstellen *E* und *H* aus den drei Muskelzellen *A*—*E*,
7—*H* und *H*—*N* bestehen. Doyère hat bei *Milnesium* offenbar die
Iuskelzellen gezählt.

Histologisch ist jede Muskelzelle der Tardigraden als einkernige,
latte Muskelfaser zu bezeichnen. Beim aktiv lebenstätigen oder
sphyktischen Tier sieht die kontraktile Substanz homogen aus, während
ie Muskelzellen im Schnittpräparat oder nach bestimmter Behandlung
(OsO_4, Aqu. dest.) auch im Tier längsgestreift, also aus einzelnen Myo-
brillen bestehend erscheinen. Am Rand der Muskelfaser ist die kon-
raktile Substanz stets homogen und etwas dunkler als in der Mitte
er Faser. Deutlich längsgestreift sind die Muskeln des Schlundkopfes,
ei ihnen sind auch am lebenden Tier die Myofibrillen zu erkennen.
)as körnige Sarkoplasma liegt außen an der kontraktilen Substanz
n einer oder mehreren, nicht genau umschriebenen Stellen der be-
reffenden Faser. Oft bildet es da, wo es den länglichen, bläschen
örmigen Kern umschließt, eine niedrige Vorwölbung. Von dieser Vor-
ölbung aus umfaßt das Sarkoplasma den Muskel und zieht sich oft
ls sehr dünne, fein granulierte Schicht weit auf ihm hin. Dort, wo
in Muskel sich gabelt oder wo zwei benachbarte dicht nebeneinander
erziehen, breitet sich das Protoplasma häufig in dünner Schicht zwischen
nen aus, wie eine Schwimmhaut zwischen den Zehen. Diese Plasma-
rücken lassen die Existenz der allerdings von Plate (109, p. 516) wie
on Basse (3, p. 275) angegebenen zarten, strukturlosen Membran,
ie dem Plasma aufliegen soll, also die ganze Faser einhüllen würde,
weifelhaft erscheinen. Zwischen die kontraktile Substanz dringt
as Sarkoplasma nicht ein. Oft umschließt eine besonders reichliche
Sarkoplasmaanhäufung die Endplatte des motorischen Nerven im
Doyère'schen Hügel (vgl. S. 43). Pigmente werden in den Muskeln
nicht abgelagert, diese sind vielmehr auch bei alten, tiefbraunen *Hyp-
ibius oberhaeuseri*-Stücken farblos. Die Form der Muskelfasern ist

cylindrisch oder abgeplattet und dementsprechend im Querschnitt kreisförmig bis elliptisch oder rechteckig. Die Muskeln entspringen an der Cuticula, und zwar liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei dem von P. Schulze[1]) beschriebenen Chitinklöppel der *Papilio*-Raupe. Der Ursprung des Stammes- oder Extremitätenmuskels liegt an einem cuticularen Zapfen, welcher die Epidermis durchsetzt (vgl. Fig. 20). Kurz vor der Ursprungsstelle des Muskels an dem freien Ende des Cuticularzapfens befindet sich eine Zone, die sich dunkler färbt als der übrige Muskel. Zwischen dem Muskelursprung und der dunklen Zone liegt eine sehr helle, schmale, innerhalb deren die feine Längsstreifung der übrigen Teile des Muskels auch zu sehen ist. Bei der Häutung der Cuticula schiebt sich ein von den Epidermiszellen neu gebildeter Cuticularzapfen zwischen den alten und den Muskelursprung. Dieser bleibt jedoch bis in das allerletzte Häutungsstadium mit dem alten Cuticularzapfen in Verbindung, wodurch die Bewegungsfähigkeit in der Zeit

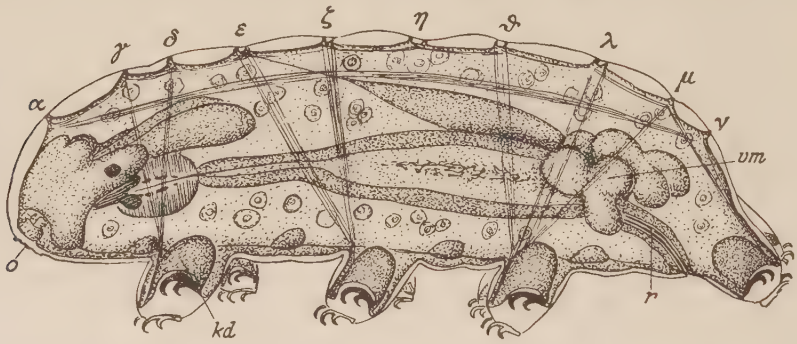


Fig. 36. Lateralansicht eines Häutungsstadiums eines Macrobioten. Krallendrüsen (*kd*) im Taschenstadium mit neugebildeten Krallen; α—ν „Klebepunkte", das heißt Muskelansatzstellen, an denen alte und neue Cuticula bis kurz vor Abschluß der Häutung zusammenhängen. Bei *o* die nach Ausstoßung der alten Mundteile verschlossene Mundöffnung, bei *r* die vom Rectalepithel abgehobene cuticulare Auskleidung des Rectums.

der Häutung gewährleistet ist (vgl. Fig. 36, α—ν). Die als „Klebepunkte" bezeichneten Muskelansätze (77, p. 359) sind meist, entsprechend der symmetrischen Anordnung der Muskeln, auch in regelmäßiger Verteilung an der gehäuteten Cuticula zu erkennen. Der Zusammenhang von Muskelzelle und Cuticula bedingt die gelegentlich beobachtete Bewegung einzelner Setae der Echiniscen (78, p. 120), die eine rein passive ist. Kein Anhang der Echiniscen hat eigene Muskelzellen, und nur die Kontraktion eines in der Nachbarschaft der betreffenden Seta an seinem Cuticularzapfen ziehenden Muskels verursacht die Bewegung des äußeren Cuticularanhanges. Setzen sich zwei Muskeln an einen Zapfen an, so hat dieser die Form eines T, dessen horizontaler

[1]) Zool. Jahrb. Anat., vol. 32 (1912), p. 209.

Balken der Cuticula anliegt, und an dessen vertikalem Balken rechts und links, einander gegenüber, die Muskeln entspringen (3, p. 276).

11. Der Darmkanal und seine Anhänge

Der bei allen Tardigraden durchgängige Darmkanal besteht aus dem Vorderdarm (Stomodaeum), Mitteldarm (Mesodaeum, Mesenteron) und Enddarm (Proctodaeum, Rectum) (Fig. 37).

a) Vorderdarm

Der Vorderdarm beginnt mit der subterminal bis ventral gelegenen Mundöffnung, deren Lage innerhalb der Ordnungen und Unterordnungen wechselt. Bei *Batillipes* (vgl. Fig. 61) und *Bathyechiniscus* liegt die Mundöffnung ausgesprochen ventral, bei *Tetrakentron* (vgl. Fig. 13) subterminal auf einer rostralwärts vorspringenden Papille, bei den Echiniscoiden durchweg subterminal (vgl. Fig. 3), bei den Hypsibien meist ventral [bei *Hypsibius prosostomus* (Thulin) nahezu terminal], bei den meisten Macrobioten und bei *Milnesium* nahezu terminal (bei *Macrobiotus intermedius* ventral). Das Lumen der Mundöffnung, die Mundhöhle, ist bei *Batillipes* von einem breiten, scheibenförmigen Cuticularring umgeben (Fig. 43), bei *Tetrakentron* findet sich die erwähnte Mundpapille; bei *Echiniscoides* ist die Wand der Mundhöhle verdickt und kegelstumpfförmig (vgl. Fig. 102). Bei

Fig. 37. Medianschnitt durch ein Häutungsstadium eines ♀ von *Macrobiotus hufelandii* mit verschlossener Mundöffnung (*o*). Das rechte vierte Bein getroffen, seine Krallendrüse (*kd*) im Taschenstadium. Im Rectum (*r*) Exkretanhäufung aus den lateralen und der dorsalen Darmanhangsdrüse (*dd*). Muskulatur fortgelassen bis auf die Musc. levatores ani (*am*, *rm*). Etwa 500 : 1. (Nach 78.)

Echiniscus parvulus ist die wie bei allen Echiniscen und Pseudechiniscen kleine Mundöffnung von circumbuccalen Falten, der Mundrosette, umgeben (vgl. Fig. 54). Die Mundhöhle der Hypsibien ist meist klein, die der Macrobioten meist weit, und ihre Wand wird von zwei bis drei cuticularen Ringen gebildet, die fernrohrartig ineinander geschoben sind (Fig. 38, *mw*) (183, p. 45). Bei vielen Macrobioten, aber nicht bei allen (z. B. bei *M. intermedius* nicht), wird die Mundöffnung von einem, dem vordersten der genannten Ringe aufsitzenden Kranz von Mundlamellen umgeben; oft weist jede Lamelle noch zwei Stützlamellen auf, eine innere an der inneren Fläche und eine äußere, die schief zur äußeren Fläche der Mundlamelle geht (184, p. 243). Alle diese Verstärkungen der Cuticula in der Umgebung des Mundes werden an die Nahrung, etwa ein Moosblatt oder einen Algenfaden, fest angepreßt und ermöglichen ein Einsaugen des von den Stiletten erbohrten Zellinhaltes. Vermutlich ventilartig beim Saugakt wirkende Bildungen sind die in zwei Reihen übereinander angeordneten Vorsprünge in der Mundhöhle von *Macrobiotus* (183, fig. 25), sowie sechs mit den Rostralpapillen alternierende, an der Innenwand der Mundhöhle von *Milnesium* ansitzende Falten (vgl. Fig. 40). Durch zwei rechts und links caudal von der Mundhöhle ausgehende kurze Röhren, die Stilettscheiden (Fig. 38, *ss*), treten die Stilette in die Mundhöhle ein. Durch die mediocaudal an die Mundhöhle anschließende, wie diese und die Stilettscheiden rein cuticular gebildete Mundröhre (*mr*) gleitet die Nahrung nach innen. Der Querschnitt der Mundröhre ist bei allen Tardigraden rund (vgl. Fig. 39), bald mehr oval, bald kreisförmig, und das Lumen ist bei den verschiedenen Gattungen verschieden weit. So ist die Mundröhre der Echiniscoiden meist sehr eng, jedoch bei *Echiniscus parvulus* ziemlich weit, bei den Macrobioten meist mäßig weit und bei den Hypsibien im allgemeinen sehr eng. Thulin hat die Aufmerksamkeit der Systematiker auf die Unterschiede in der Weite und der Art der Biegung der Mundröhre, namentlich beim Eintritt in den Schlundkopf, zwischen den einzelnen *Macrobiotus*-Arten gelenkt (184, p. 243). Er unterscheidet drei, freilich durch Übergänge verbundene Gruppen, erstens Arten mit mäßig weiter, gerade in den Schlundkopf mündender Mundröhre (*Macrobiotus hufelandii*, *M. echinogenitus*, *M. dispar* u. a.), zweitens Arten mit enger Mundröhre, die beim Eintritt in den Schlundkopf gebogen, und zwar ventralwärts konkav

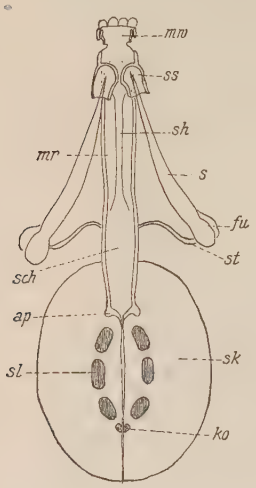


Fig. 38. Schema des Buccalapparates der Tardigraden, *Macrobiotus*-Typ. Ventralansicht, Stilettmuskeln fortgelassen. (Nach 183, verändert.)

ist (*M. intermedius* u. a.), ein Typ, der sich auch bei vielen Hypsibien findet, und drittens Arten mit sehr weiter Mundröhre, die an der Stelle, wo sie in den Schlundkopf mündet, dorsal konkav gebogen und somit in ihrem Gesamtverlauf schwach **S**-förmig gekrümmt ist (*Macrobiotus richtersii*, *M. spectabilis* u. a.). Besonders weit ist die Mundröhre bei *Milnesium* (Fig. 40), dessen Ernährungsweise von der der übrigen Tardigraden etwas abweicht. Der Nahrungsbrei ist hier nicht so vorwiegend flüssig wie der hauptsächlich aus dem Inhalt von Pflanzenzellen zusammengesetzte der anderen Arten, vielmehr sind in ihm häufig ganze, kleine Algen, Rotatorienkiefer und größere, zusammenhängende Pflanzenteile enthalten. *Milnesium* sticht auch Mooszellen

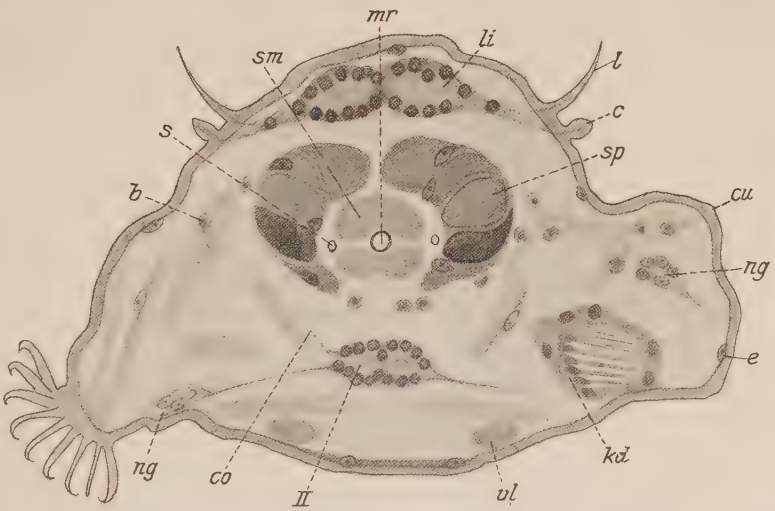


Fig. 39. Querschnitt von *Echiniscoides sigismundi* auf Höhe des ersten Bauchganglions (*II*), Stilettmuskulatur (*sm*) und innere Gehirnlappen (*li*) getroffen. Etwa 1000 : 1. (Nach 78.)

an und saugt sie aus, saugt aber auch mit den Stiletten nicht bearbeitete Partikel in feuchtem Medium ein. Die einzelnen, hier die Mundöffnung umstellenden Zipfel (vgl. S. 11) können für sich bewegt und etwa aufzusaugender Nahrung angepreßt werden. Von THULIN ist das Verhältnis zwischen der Länge der Mundröhre und dem Schlundkopf oder, wie er es nennt (184, p. 222ff.), zwischen präpharyngealem Teil der Mundröhre und Pharynx bei den einzelnen Gattungen untersucht und phylogenetisch ausgewertet worden. Er hält eine kurze Mundröhre, also etwa das bei *Parechiniscus* bestehende Verhältnis, wo die Länge des präpharyngealen Teils der Mundröhre zur Schlundkopflänge sich wie 1,2 : 1 verhält, für primitiv gegenüber dem bei den Echiniscen zwischen 1,6 : 1 und 1,8 : 1 schwankenden. Auf diese Verhältnisse, wie auch auf das zwischen Gesamtlänge des Buccalapparates und Körperlänge, das bei den Echiniscoiden von 0,18 : 1 bis 0,30 : 1 variiert,

wird in der systematischen Erörterung noch zurückzukommen sein. Bei Echiniscen (5, p. 61) und Hypsibien (81, p. 116) verläuft an der Ventralseite der Mundröhre eine kurze, bei *Macrobiotus* eine lange, rostral verbreiterte, caudal gegabelte Leiste, der Scheidenhalter (Fig. 38, *sh*). Ursprünglich wurde der Scheidenhalter als „Führungs-

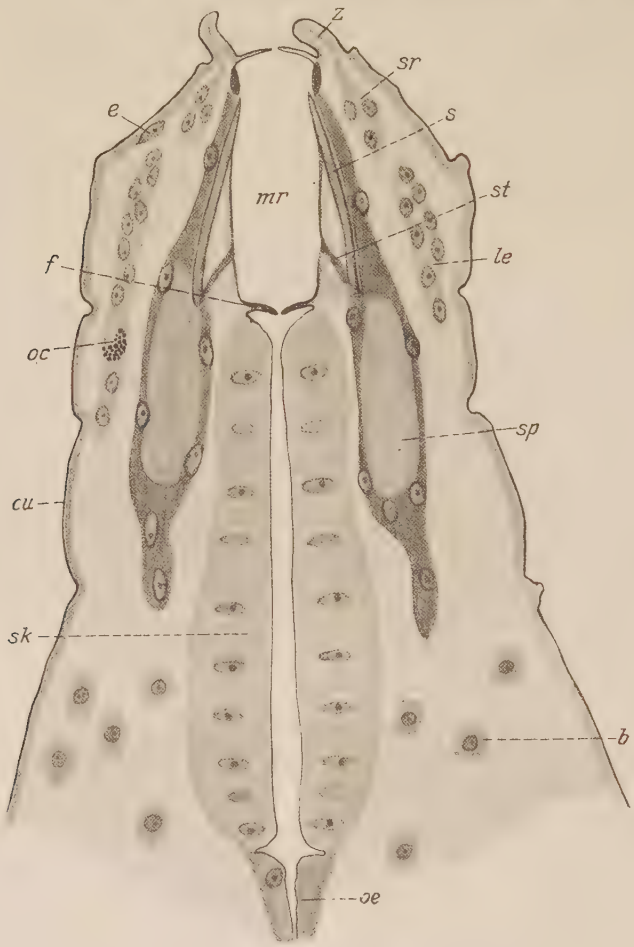


Fig. 40. Frontalschnitt durch das Rostralende von *Milnesium tardigradum*. Bei *z* die innervierten Mundzipfel. Die Mundröhre (*mr*) rostral von den cuticularen Falten verschlossen (vgl. Text, S. 68). Muskulatur fortgelassen. Etwa 600 : 1. (Nach 78.)

leiste", auf der die Stilette ruhen sollten, bezeichnet (3, p. 263), während G. Thulin in ihm eine Stütze der Stilettscheiden sieht (183, p. 45). Neben dieser Bedeutung und der einer Muskelansatzfläche (5, p. 61), dürfte der Scheidenhalter als Sehne den von der Mundröhre gebildeten Bogen verfestigen (vgl. Fig. 41). Ob das, was bei den Echiniscen und einigen Hypsibien als Scheidenhalter bezeichnet wurde, tatsächlich ein solcher und nicht einer der cuticularen Muskelvorsprünge (Fig. 41 B, *mv*)

ist, muß noch entschieden werden; bei *Hypsibius evelinae* ist sicher ein echter, wenn auch kurzer Scheidenhalter vorhanden (vgl. Fig. 350D). Nach Thulin's neuester Darstellung, in der er das Fehlen des Scheidenhalters als ein phylogenetisch ursprüngliches Merkmal bewertet (184, p. 233), verläuft bei *Hypsibius* der rostrale Teil der Mundröhre bis über die Einlenkungsstellen der Stilettträger hinaus ganz gerade (184, p. 236). Die Stilettscheiden sitzen genau lateral. In ihrer Höhe ist die Mundröhre sowohl dorsal wie ventral mit paarigen cuticularen Vorsprüngen versehen (Fig. 41B, *mv*); diese Vorsprünge sind die Ursprungsstellen der Protractoren der Stilette, und diese Muskeln inserieren an den Knöpfen der Furca, das heißt an den erweiterten Enden der gegabelten Stilettbasis. Der rostrale Teil der Mundröhre ist nach dieser Darstellung dorsal wie ventral bei *Hypsibius* ungefähr gleich gebaut. *Macrobiotus* dagegen zeigt Verschiedenheiten im dorsalen und ventralen Teil der Mundröhre. Zunächst sind hier die Stilettscheiden ventralwärts verschoben und median durch den Scheidenhalter verbunden. Dorsal zeigt die Mundröhre meist keine Vorsprünge (für *Macrobiotus coronifer* vgl. S. 402). Lateral an der Mundröhre, dorsal von den Stilettscheiden, entspringen die dorsalen Stilettprotractoren, median zwischen den Stilettscheiden, also am Scheidenhalter, die ventralen. Der rostrale Teil der Mundröhre ist meist etwas, zuweilen stark gekrümmt.

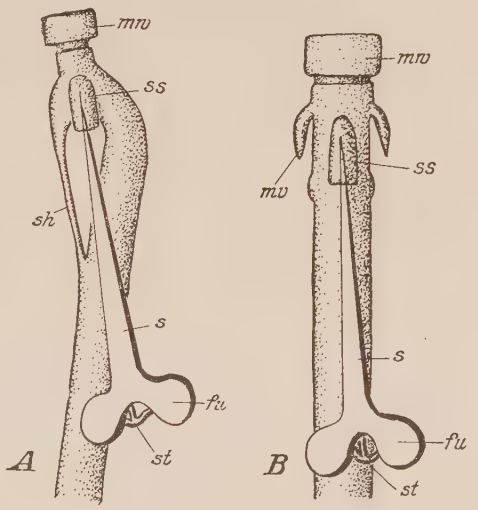


Fig. 41. Lateralansicht von Mundröhre und Stilett des *Macrobiotus intermedius* (A) und *Hypsibius dujardini* (B). (Nach 184.)

Die Stilette bestehen zum Teil aus Cuticularsubstanz, ein mittleres Stück ist kalkig; bei *Batillipes* bestehen die ganzen Stilette aus Kalk (76, p. 531). Die Stilettbasis ist verdickt und meist gegabelt (Furca) (Fig. 41, *fu*); von *Echiniscoides* ist eine lanzettförmige Stilettbasis beschrieben worden (76, p. 505). Ob die Stilette kräftig (meist bei den Macrobioten) oder zart sind (meist bei den Echiniscoiden; besonders schwach bei *Milnesium*), ob sie gerade (bei den meisten Echiniscoiden), schwach gebogen (meist bei den Hypsibien) oder stark gekrümmt sind (meist bei den Macrobioten), das ist graduell oft von einer Art zur anderen verschieden und systematisch wichtig. Bei den Eutardigraden und einigen Heterotardigraden umgreift jedes Stilett

mit seiner Furca einen Stilettträger (Fig. 38, *st*), das heißt, zwischen die basale Gabelung des oft dorsoventral abgeflachten Stiletts ragt das freie Ende einer Spange, deren anderes Ende an der Mundröhre befestigt ist. Dieser Stilettträger federt, er ist cuticular (bei *Batillipes* kalkig), rostrocaudal abgeflacht und bald gerade, bald gebogen. Im allgemeinen stehen die Stilettträger in der Frontalebene rechtwinklig zur Mundröhre, nur bei *Milnesium* verlaufen sie von der Mundröhre zum Stilett in schräger, rostrocaudaler Richtung. Diese Lage der überdies relativ langen Stilettträger kompensiert die Kürze der Stilette von *Milnesium* so vollkommen, daß bei dieser Form sogar eine besonders weitgehende Beweglichkeit der Stilette zustande kommt. Stilettträger fehlen innerhalb der Arthrotardigraden bei *Tetrakentron* und vielleicht, aber nicht wahrscheinlich, bei *Halechiniscus*, von dem sie in der Originaldiagnose angegeben werden (151, p. 81), in den Abbildungen jedoch nicht zu erkennen sind; falls *Microlyda dujardini* (31, p. 164) tatsächlich die Jugendform des *Halechiniscus guiteli* Richt. wäre (81, p. 39), so müßte diese Form sicher als mit Stilettträgern versehen gelten (vgl. Fig. 137). Bei *Bathyechiniscus tetronyx* ist nach dem einen vorliegenden Individuum, das ich im Präparat nachuntersuchen konnte (76, p. 546), die Existenz von Stilettträgern nicht nachzuweisen. Von den Echiniscoiden besitzen *Oreella* (101, p. 29) und *Parechiniscus* (184, p. 224) Stilettträger, außerdem sind solche bei *Echiniscus parvulus* (183, p. 4), *E. granulatus* (5, p. 60), *E. oihonnae* und *E. quadrispinosus* (184, p. 224) gefunden worden. Die Stilettträger der Echiniscen sind äußerst zart und nicht leicht von der Basalmembran der Schlundkopfzellen zu unterscheiden. Bei vielen Echiniscoiden ist die Stilettbasis durch ein Muskelband mit dem Schlundkopf verbunden, und Stilettträger fehlen. Bei sämtlichen Eutardigraden sind Stilettträger vorhanden. Die Stelle des Ansatzes der Stilettträger an der Mundröhre wechselt, gewöhnlich befinden sie sich in deren caudalem Drittel oder Viertel; bei einigen Arten der Gattung *Hypsibius* liegen sie im rostralen Teil der Mundröhre, die caudal vom Stilettträgeransatz noch fast dreimal so lang sein kann, wie rostral von jenem. Bei diesen, hier in einem besonderen Subgenus (*Diphascon*, 109, p. 537) vereinigten Species wird der caudal vom Stilettträgeransatz befindliche Teil der Mundröhre als Schlundröhre bezeichnet.

Die Muskulatur des Buccalapparates ist bisher nur für *Macrobiotus hufelandii* beschrieben worden (5, p. 62). Da eine der Gattung *Macrobiotus* so fernstehende Form wie der Arthrotardigrade *Batillipes* eine ähnliche Muskelanordnung besitzt (vgl. Fig. 43), so ist anzunehmen, daß die für *Macrobiotus hufelandii* festgestellten Buccalmuskeln wahrscheinlich bei allen Tardigraden ähnlich ausgebildet sind. Für die Echiniscen sind bisher Pro- (sm_1) und Retractoren (sm_2) der Stilette festgestellt (Fig. 44). Nahe ihrem oralen Ende ist die

Mundröhre durch jederseits drei zarte Muskelbänder, die schräg caudalwärts verlaufen, an der Körperwand befestigt. Das eine Muskelpaar verläuft genau dorsomedian, die beiden anderen entspringen subventral; alle drei ziehen die Mundröhre in gerader Richtung caudalwärts. Die Stilette sind in Lage und Bewegungsrichtung durch die Stilettscheiden und durch die Stiletträger bis zu einem gewissen Grade fixiert. Wo Stiletträger fehlen, tritt das obenerwähnte (vgl. S. 72), die Stilettbasis mit dem Schlundkopf verbindende Muskelband in Funktion. Solange die Furca den Stiletträgern aufliegt, behält das Stilett einen

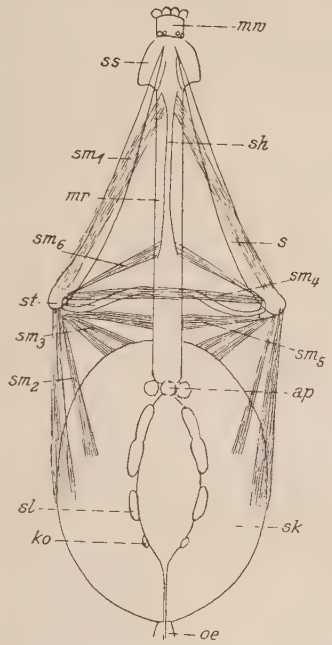


Fig. 42. Buccalapparat von *Macrobiotus hufelandii* mit Muskulatur. Ventralansicht. (Nach 5.)

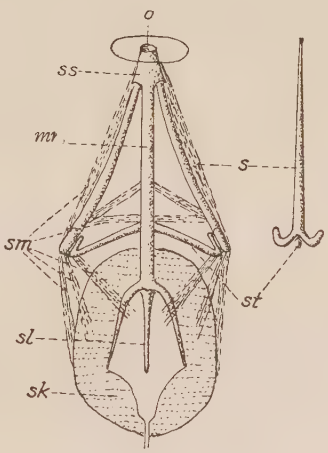


Fig. 43. Buccalapparat und einzelnes Stilett (*s*) von *Batillipes mirus* mit Muskulatur. (Nach 76.)

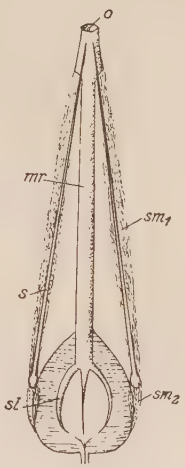


Fig. 44. Buccalapparat von *Echiniscus* mit Muskulatur.

bestimmten seitlichen Abstand von der Mundröhre. Bei der Vor- und Rückwärtsbewegung der Stilette verhindern die ventral und dorsal von der rechten zur linken Furca verlaufenden Musculi compressores (Fig. 42, sm_4, sm_5) ein Abrutschen der Furcae von den Trägern. Dazu kommt ventral jederseits noch ein Musculus compressor obliquus (sm_6). Der Winkel zwischen ihm und dem Musculus compressor ventralis ist indessen so spitz, daß der M. compressor obliquus nur einen geringen Zug nach vorn auf das Stilett ausüben kann. Die Vor- und Rückwärtsbewegung der Stilette bewirken weitere Muskeln. An jeder Furca inserieren zwei Musculi protractores (sm_1), die ventral an der Mundröhre, und zwar am Rostralende des Scheidenhalters entspringen.

Ihre Antagonisten sind jederseits zwei Paar von Retractoren (sm_2, sm_3), die gleichfalls an der Furca inserieren und an der Basalmembran der Schlundkopfzellen entspringen. Das stärkere Retractorenpaar ist das ventrale, das schwächere das dorsale. Die nicht genau laterale, sondern von der Mundröhre aus etwas ventrale Lage der Stilette bedingt, daß die meisten und auch die stärksten Muskeln des Buccalapparates auf dessen ventraler Seite liegen.

Oft endet die Mundröhre innerhalb des Schlundkopfes, in den sie ein Stück weit hineinragt, mit einer flanschenförmigen Erweiterung. An der Übergangsstelle von Mund- bzw. Schlundröhre und Schlundkopf sitzen bei den meisten Macrobioten und Hypsibien drei paarige, cuticulare Verdickungen, die Apophysen (Fig. 45, *ap*), denen drei nach innen vorspringende cuticulare Falten an der entsprechenden Stelle bei *Milnesium* (vgl. Fig. 40, *f*) homolog sein dürften. Beide Bildungen, Apophysen wie Falten, wirken als Ventile; sie sind mit den Taschen des Schlundkopflumens alternierend angeordnet (vgl. Fig. 49, *I*). Drückt der Schlundkopf den Nahrungsbrei weiter in den Endabschnitt des Vorderdarmes, den Oesophagus, so werden die Apophysen bzw. die Falten am Caudalende der Mundröhre vom Schlundkopflumen aus so aneinander gepreßt, daß sie sich ventilartig schließen und ein Aufsteigen der Speise in die Mundröhre hinein verhindern. Der Schlundkopf der Tardigraden ist ein kugeliges oder ellipsoides Organ, das als Saugmagen wirkt. Bei den Formen mit ellipsoidem Schlundkopf fällt die längere Achse des Schlundkopfes in die rostrocaudale des Tieres, die kurzen Achsen sind untereinander gleich lang. Eine gewisse Heteropolarität der längeren Achse ist oft zu bemerken, und zwar ist an ihrem Rostralende der Schlundkopf mehr verjüngt, am caudalen mehr abgeflacht und dort oft fast herzförmig eingezogen, so vielfach bei den Heterotardigraden (vgl. Fig. 44). Die größte Breite eines solchen Schlundkopfes liegt caudalwärts von der Mitte. Der Schlundkopf von *Milnesium* ist in rostrocaudaler Richtung verlängert, birnförmig, im caudalen Teil am breitesten und etwas rostral von der Mitte leicht eingezogen (vgl. Fig. 40). Die Zellenanordnung innerhalb des Schlundkopfes ist mit den Fruchtfächern einer Orange verglichen worden, besser wäre es, die Früchte vieler Liliaceen (*Colchicum*, *Leucojum*) zum Vergleich heranzuziehen, da die Zellfolgen um ein dreistrahliges Lumen herum angeordnet sind (vgl. Fig. 46). Im Querschnitt erkennt man, daß die eine der drei Taschen, in die das Schlundkopflumen aus-

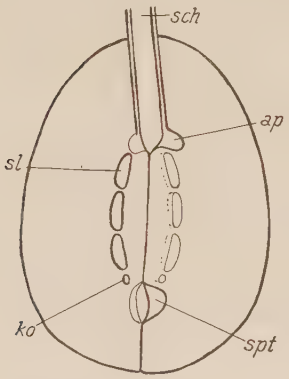


Fig. 45. Schlundkopf von *Hypsibius* (*Diphascon*) *chilenensis* mit Septula (*spt*). (Nach 184, verändert.)

gezogen ist, median-ventralwärts liegt, die beiden anderen schräg dorsolateralwärts; bei *Milnesium* endet jede Tasche mit einer besonderen Erweiterung (vgl. Fig. 47). Bei allen Tardigraden ist der Schlundkopf von einer Basalmembran umhüllt und von einer Cuticula ausgekleidet, die beiderseits von den Schlundkopftaschen verstärkt ist. Nur bei *Milnesium*

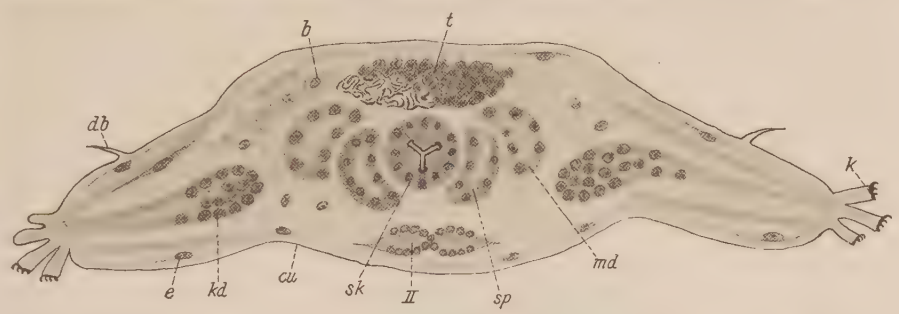


Fig. 46. Querschnitt durch ein *Tetrakentron synaptae*-♂ auf Höhe des ersten Bauchganglions (*II*) und des ersten Beinpaares. Etwa 700 : 1. (Nach 78.)

umzieht eine zarte, nirgends verstärkte Cuticula das gesamte Schlundkopflumen. Bei den Heterotardigraden sind in der Aufsicht drei einheitliche cuticulare, bei *Batillipes* verkalkte Leisten, die eine periphere Begrenzung der drei Spalten des Lumens bildenden Randleisten (vgl. Fig. 48, *sl*) (184, p. 209), ausgebildet; bei *Macrobiotus* und *Hypsibius* drei einmal bis dreimal unterbrochene Cuticularverdickungen (Bacilla, Placoiden), die zu beiden Seiten der Schlundkopftasche sitzen und durch diese getrennt einander gegenüberstehen, sodaß man bei den Macrobioten und Hypsibien nicht von drei Leisten, sondern von drei Placoidreihenpaaren sprechen muß (vgl. Fig. 38, 45). Die bei den genannten Eutardigraden vorhandenen Unterbrechungen der cuticularen Verstärkungen führen zur Ausbildung von hintereinander gelegenen einzelnen Stäben und Körnern, gemeinsam als Macroplacoiden bezeichnet (184, p. 230), deren Zahl und Größe im Verein mit der mehr oder minder deutlichen Ausbildung der Apophysen systematisch wichtige Speciesunterschiede ergibt. Die Variationsbreite der Schlundkopfeinlagerungen betrifft namentlich die Einkerbungen oder Einschnürungen, die zu Trennungen und Durchschnürungen des betreffenden Stabes führen können. So ist bei *Macrobiotus hufelandii* meist der an die

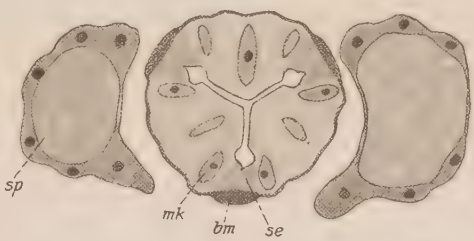


Fig. 47. Querschnitt durch Schlundkopf und Munddrüsen von *Milnesium tardigradum*. Die Größe der Muskelzellkerne (*mk*) ist daraus ersichtlich, daß von mehreren die Nucleoli erst in den anschließenden Schnitten getroffen sind. Etwa 1000 : 1. (Nach 78.)

Apophysen caudal anschließende Stab eingeschnürt, „gebrochen", wie die Systematiker das nennen, es kann aber auch eine vollständige Trennung dieses ersten Schlundkopfstabes auftreten, sodaß die typische Form des Schlundkopfes von *Macrobiotus hufelandii*, wie Fig. 42 sie zeigt, zu der in Fig. 38 abgebildeten wird. Auch sind die Schlundkopfeinlagerungen je nach dem Alter der betreffenden Individuen in ihrer Form variabel (vgl. S. 168). Ein besonders kleines, am weitesten caudal gelegenes Korn heißt Komma oder Microplacoid (Fig. 45, *ko*); sein Auftreten oder Fehlen wird gleichfalls in den Differentialdiagnosen der Arten verwendet, obwohl es oft mindestens schwer festzustellen und vielleicht auch individuell variabel ist. Die Bedeutung der aufgeführten

Fig. 48. Querschnitt von *Echiniscoides sigismundi* auf Höhe des Caudalrandes des ersten Bauchganglions (*II*). Etwa 1000 : 1. (Nach 78.)

Verstärkungen der Cuticula des Schlundkopfes liegt einmal in einer Aussteifung der Taschen und dann darin, daß an ihnen ein Teil der an der Schlundkopfbasalmembran entspringenden Muskelzellen inseriert. Eine Kaufunktion der Leisten, Körner und Stäbe ist nicht vorhanden (76, p. 530). Bei Kontraktion der Schlundkopfmuskeln wird das Schlundkopflumen dilatiert und dadurch wird die von den Stiletten erbohrte, flüssige Nahrung eingesogen. Dabei kommt sie durch die Mundröhre in den Schlundkopf, das heißt für die allermeisten Formen aus dem engeren Lumen in das weitere. Erschlaffen die Schlundkopfmuskeln, so kollabiert das Schlundkopflumen, und der Nahrungsbrei wird in den Oesophagus gedrückt. In diesem Augenblick erst, also beim Verlassen des Schlundkopfes, könnte der Nahrungsbrei mit den cuticularen Verstärkungen in Berührung kommen; ein Kauen, ein Zer-

malmen, irgend eine wesentliche mechanische Wirkung aber kann von Muskeln, die in ihren Ruhezustand zurückkehren, nicht ausgeübt werden. Den Apophysen entsprechend, also gleichfalls mit den Taschen des Schlundkopflumens alternierend angeordnet, finden sich caudal vom Komma drei als Septula bezeichnete, freilich bisher nur selten beobachtete (184, p. 230), cuticulare Scheibchen (vgl. Fig. 45). Es würden also von vorn nach hinten Apophyse, Macroplacoiden (als Körner oder Stäbe ausgebildet), Microplacoid (nicht immer vorhanden) und Septulum aufeinander folgen. Die Apophysen und Septula markieren die rostrale und caudale Grenze des beim Saugakt sich erweiternden Teiles des Schlundkopflumens, mit Thulin (l. c.) könnte ihre Funktion in einer Fixierung der axialen Kanten der drei Schlundkopfteile erblickt werden.

Alle cuticularen Teile des Schlundkopfes werden von Epithelzellen gebildet, die, in drei kontinuierlichen, einschichtigen Längs-

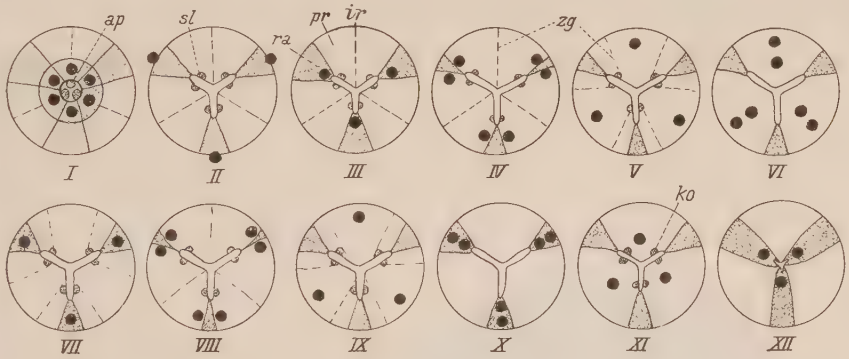


Fig. 49. Schema der rostrocaudalen Zellfolge im Schlundkopf der Tardigraden (mit Ausnahme von *Milnesium*). I—XII die einzelnen Triaden und Hexaden (vgl. Text, S. 77—78). (Nach 78.)

bändern angeordnet, den Raum zwischen Schlundkopftaschen und Schlundkopfbasalmembran einnehmen. In den Fächern dazwischen sitzen die fein längsgestreiften Muskelzellen, die aus radiär zum Schlundkopf verlaufenden Fibrillen bestehen. Bezeichnet man im Schlundkopfquerschnitt die durch die längste Ausdehnung der Schlundtaschen gelegten Achsen als Radien (Fig. 49, *ra*), die durch die Mitte der zwischen den Schlundtaschen gelegenen Muskelsektoren gelegten Achsen als Interradien (Fig. 49, *ir*) und schließlich die in die Mitte zwischen Radien und Interradien gelegten Achsen als Perradien (Fig. 49, *pr*), so erhält man die nachstehenden Zellfolgen (78, p. 129ff.):

I. Um die Eintrittsstelle der Mundröhre in den Schlundkopf herum eine Hexade von drei radialen und drei interradialen Epithelzellen (*6*).

II. Eine Triade von radialen, ganz weit außen ansitzenden Epithelzellen (*3*).

III. Eine Triade von radialen, zwischen Basalmembran des Schlundkopfes und Begrenzung des Lumens der Taschen gelegenen Epithelzellen (*3*).

IV. Eine Hexade von perradialen, an den Schlundkopfleisten inserierenden Muskelzellen (*6*).

V. Eine Triade von radialen, wie III gelegenen Epithelzellen (*3*).

VI. Eine Hexade von interradialen Muskelzellen, deren Kerne übereinander liegen (*6*).

VII. Eine Triade von radialen, wie V und III gelegenen Epithelzellen (*3*).

VIII. Eine Hexade von perradialen, an den Schlundkopfleisten inserierenden Muskelzellen (*6*).

IX. Eine Triade von interradialen Muskelzellen (*3*).

X. Eine Hexade von radialen, wie VII, V und III gelegenen Epithelzellen (*6*).

XI. Eine Triade von interradialen Muskelzellen (*3*).

XII. Eine Triade von radialen, am Oesophagusaustritt aus dem Schlundkopf gelegenen Epithelzellen (*3*).

Man erhält demnach insgesamt 27 Epithel- und 24 Muskelzellen, deren Lage im Längsschnitt Fig. 50 zeigt. In den schematischen Querschnitten (Fig. 49, *I—XII*) sind absichtlich jeweils nur eine Triade oder Hexade eingezeichnet worden, im Schlundkopf selber liegen die Kerne viel näher zusammen, freilich, wie man durch höhere und tiefere Tubuseinstellung erweisen kann, stets in der gezeichneten Reihenfolge von vorn nach hinten. Die am Mundröhreneintritt gelegene Hexade von Epithelzellen dürfte an der Bildung der Mundröhre im Simplexstadium (vgl. S. 171) mit beteiligt sein. Bei der Neubildung der Schlundkopfauskleidung nehmen die Epithelzellen erheblich an Größe zu, füllen die Taschen des Schlundkopflumens weit aus und stoßen fast in der Mitte zusammen (Fig. 11). Die von ihnen sezernierten Schlundkopfstäbe liegen dementsprechend im neugebildeten Buccalapparat annähernd parallel, erst mit der allmählichen Größenabnahme

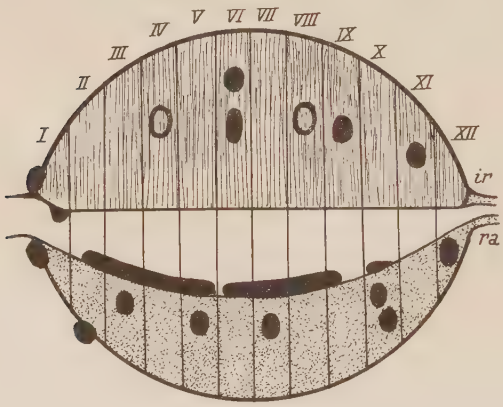


Fig. 50. Schematischer Längsschnitt durch den Schlundkopf der Tardigraden (mit Ausnahme von *Milnesium*). *I –XII* wie in Fig. 49. Die perradial gelegenen Muskelzellkerne in *IV* und *VIII* sind umrandet gezeichnet. (Nach 78.)

der Epithelzellen werden die Taschen des Schlundkopflumens lateralwärts ausgezogen, die Stäbe weichen in der Mitte auseinander. Das Simplexstadium besitzt genau die gleiche Gesamtzahl von 51 Zellen, und ebenso sind bei den Arthrotardigraden, *Batillipes* und *Tetrakentron*, bei den Echiniscoiden, *Echiniscoides* und *Echiniscus* wie *Pseudechiniscus* und bei dem Eutardigradengenus *Hypsibius* Zahl und Anordnung der Schlundkopfzellen dieselben wie bei *Macrobiotus*. Die einzige Ausnahme bildet die Eutardigradengattung *Milnesium*, bei der die Zellfolgen besonders schwierig festzustellen sind, da die großen Kerne oft durch zwei, ja sogar drei 5 μ-Schnitte hindurchgehen (vgl. Fig. 47).

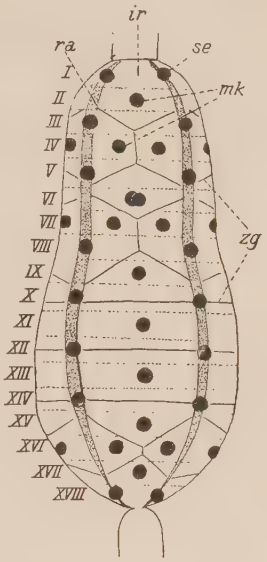


Fig. 51. Schematische Aufsicht auf einen Interradius (*ir*) des Schlundkopfes von *Milnesium tardigradum*, *I—XVIII* die einzelnen Triaden und Hexaden (vgl. Text, S. 79). (Nach 78.)

Für diese Form ergab sich die folgende, durch besondere Beachtung der Nucleolen sichergestellte Zellanordnung (vgl. Fig. 51):

I. Eine Triade radialer Epithelzellen (*3*).
II. Eine Triade interradialer Muskelzellen (*3*).
III. Eine Triade radialer Epithelzellen (*3*).
IV. Eine Hexade perradialer Muskelzellen (*6*).
V. Eine Triade radialer Epithelzellen (*3*).
VI. Eine Hexade interradialer Muskelzellen (*6*), die wie bei den übrigen Tardigraden übereinander liegen.
VII. Eine Hexade perradialer Muskelzellen (*6*).
VIII. Eine Triade radialer Epithelzellen (*3*).
IX. Eine Triade interradialer Muskelzellen (*3*).
X. Eine Triade radialer Epithelzellen (*3*).
XI. Eine Triade interradialer Muskelzellen (*3*). In manchen Fällen stehen die Kerne der Triaden IX und XI in demselben Interradius übereinander, wie in der Hexade VI.
XII. Eine Triade radialer Epithelzellen (*3*).
XIII. Eine Triade interradialer Muskelzellen (*3*).
XIV. Eine Triade radialer Epithelzellen (*3*).
XV. Eine Triade interradialer Muskelzellen (*3*).
XVI. Eine Hexade perradialer Muskelzellen (*6*).
XVII. Eine Triade interradialer Muskelzellen (*3*).
XVIII. Eine Triade radialer Epithelzellen (*3*).

Der von einer besonders starken Basalmembran (Fig. 47, *bm*) umhüllte Schlundkopf von *Milnesium tardigradum* enthält also 24 Epithel- und 39 Muskelzellen, insgesamt 63 Zellen gegenüber 51 bei allen anderen Tardigraden. Die Zahl der Muskelzellen ist demnach bedeutend vermehrt, die der Epithelzellen nicht nur nicht größer, sondern sogar noch kleiner. Beides ist funktionell bedingt. *Milnesium* hat, wie oben beschrieben wurde (vgl. S. 69, 72), einen in seinem gesamten Bau von allen übrigen Tardigraden abweichenden Buccalapparat. Schwache Stilette und sehr weite Mundröhre führen vom Anstechen der Mooszellen zum Einsaugen unzerkleinerter Partikel, die der hier besonders muskulöse Schlundkopf mächtig pumpend ins Innere des Verdauungstractus befördert. Ein Kauen findet bei *Milnesium* so wenig wie bei den anderen Tardigraden im Schlundkopf statt. Die cuticularen Aussteifungsleisten, deren Reduktion von den kontinuierlichen, starren Stäben der Heterotardigraden über die Eutardigraden mit ihren unterbrochenen Schlundkopfeinlagerungen zu *Milnesium* als dem Endpunkt der Reihe hinführt, sind hier überhaupt geschwunden. Die Neubildung dieser cuticularen Leisten vor der Häutung erfolgt, wie oben beschrieben (vgl. S. 78), seitens der Epithelzellen des Schlundkopfes. Mit der Reduktion der Leisten wird bei *Milnesium* auch die Zahl ihrer Matrixzellen, die hier nur die häutige, unverstärkte Auskleidung des Schlundkopfes zu liefern haben, reduziert.

In systematischen Arbeiten wird als Buccalapparat meist das Stomodaeum bis zum Schlundkopf einschließlich bezeichnet, indessen ist auch noch der anschließende, röhrenförmige Abschnitt, der Oesophagus, ektodermaler Herkunft, und seine cuticulare Auskleidung wird bei der Häutung erneuert (vgl. Fig. 98, *oe*). Zerreist, etwa bei Quetschung, der Mitteldarm, so kollabiert der Oesophagus, ebenso auch im Simplexstadium; er wird also durch gespannte Aufhängung dilatiert gehalten. Die cuticulare Auskleidung wird bei Verkürzung des Oesophagus, wie sie auch bei prall gefülltem und dann mehr Raum als gewöhnlich beanspruchendem Mitteldarm zustande kommt, spiralig eingefaltet (Fig. 1, *oe*). Das ist bei den Heterotardigraden mit ihrem kurzen Oesophagus nicht so deutlich zu sehen, wie bei den Eutardigraden. Die Cuticula des Oesophagus reicht bis zu den großen, halbmondförmigen Zellen, die den Übergang zwischen den kleinen, kubischen Zellen des Oesophagus und den je nach dem Ernährungszustand flachen oder hohen Mitteldarmzellen bilden (Fig. 37, *ü*). Diese halbmondförmigen Zellen finden sich nur bei den Eutardigarden, den Heterotardigraden fehlen sie.

Als Anhangsorgane des Vorderdarmes sind die Speichel- oder Munddrüsen zu erwähnen. Die „rostralen Drüsen" (Fig. 29, 37, *bd*) (27, p. 318, tab. 13, Fig. 1, *gl b*; 109, p. 494; 70, p. 42, 74, 81; 163, p. 15; 78, p. 107) hat Thulin, wie ich mich inzwischen selber überzeugen

konnte, mit Recht als Rostralganglien gedeutet (184, p. 226), die dorsal und ventral von der Mundhöhle liegen (vgl. S. 37). Die bisherigen Angaben, daß diese Organe bei der Häutung von Bedeutung sind, sei es, daß sie die alte Cuticula an der Mundöffnung lösen (6, p. 641), wodurch die Häutung der Vorderdarmcuticula vor der Häutung der Körpercuticula, wie sie den Tardigraden eigentümlich ist, ermöglicht wird, sei es, daß sie als Matrixzellen der circumbuccal verstärkten Cuticula funktionieren, sind damit hinfällig geworden. Die genannten Funktionen dürften von den oralen Epidermiszellen, nicht von besonderen Drüsen geleistet werden. Die großen, birnförmigen Speicheldrüsen münden in die Mundhöhle, und ihre Fundi liegen lateral und etwas dorsal vom Schlundkopf. Namentlich bei *Echiniscoides* ist diese dorsale Lage der Speicheldrüsen deutlich (Fig. 48). Die klar gegeneinander abgegrenzten Zellen der Speicheldrüsen sind groß und gegenseitig abgeflacht, ihre Form ist etwa mit der einer Retorte zu vergleichen (Fig. 29, *sp*). Es würden dann die Hälse der Retorten den Ausführungsgang der Speicheldrüse begrenzen, während die breit flaschenförmigen, eigentlichen Zellkörper das Drüsenlumen umgeben. Dieses Lumen ist bei den Munddrüsen von *Milnesium*, auch unter Berücksichtigung der die meisten anderen Tardigraden übertreffenden Körperlänge dieser Form, umfangreicher als bei den übrigen Arten, auch ist bei *Milnesium* die Anordnung der Zellen unregelmäßiger, und die Zellgrenzen sind undeutlich (vgl. Fig. 47). Im Lumen der Speicheldrüsen, wie auch innerhalb des granulierten Plasmas ihrer Zellen, liegen kugelige Massen, die hyaline Vakuolen und dunkle Granula enthalten und Exkretanhäufungen darstellen dürften (Fig. 48) (vgl. S. 573). Freilich könnten außerdem auch von den Speicheldrüsenzellen gelieferte Sekrete vorhanden sein, die in die Mundhöhle gelangen und dann zusammen mit dem Nahrungsstrom eingesogen und in den die Nahrung resorbierenden Mitteldarm befördert werden würden. Während der Neubildung des Buccalapparates, die bei der Häutung im einzelnen geschildert werden soll (vgl. S. 171), rücken die Speicheldrüsen aus ihrer normalen Lage, in der ihr Caudalrand etwas weiter als der Caudalrand des Schlundkopfes nach hinten reicht, so weit rostralwärts, daß sie den Raum zwischen dem Vorderende des Tieres und dem Rostralrand des Schlundkopfes einnehmen (Fig. 16, 19). Die beiden Drüsen bilden dann gemeinsam eine einheitliche, kegelförmige Masse, in die auch die Ausführgänge einbezogen werden. Wie bei den Epidermiszellen ist auch bei denen der Munddrüsen oft eine Kernvergrößerung und ein Verschwinden der Kernmembran in dem Stadium zu beobachten, in dem diese Zellen bei der Neubildung der Stilette auf der Höhe ihrer Sekretionstätigkeit stehen. Nach beendeter Neubildung der betreffenden Hartteile des Buccalapparates rücken die Speicheldrüsen wieder auseinander und caudalwärts.

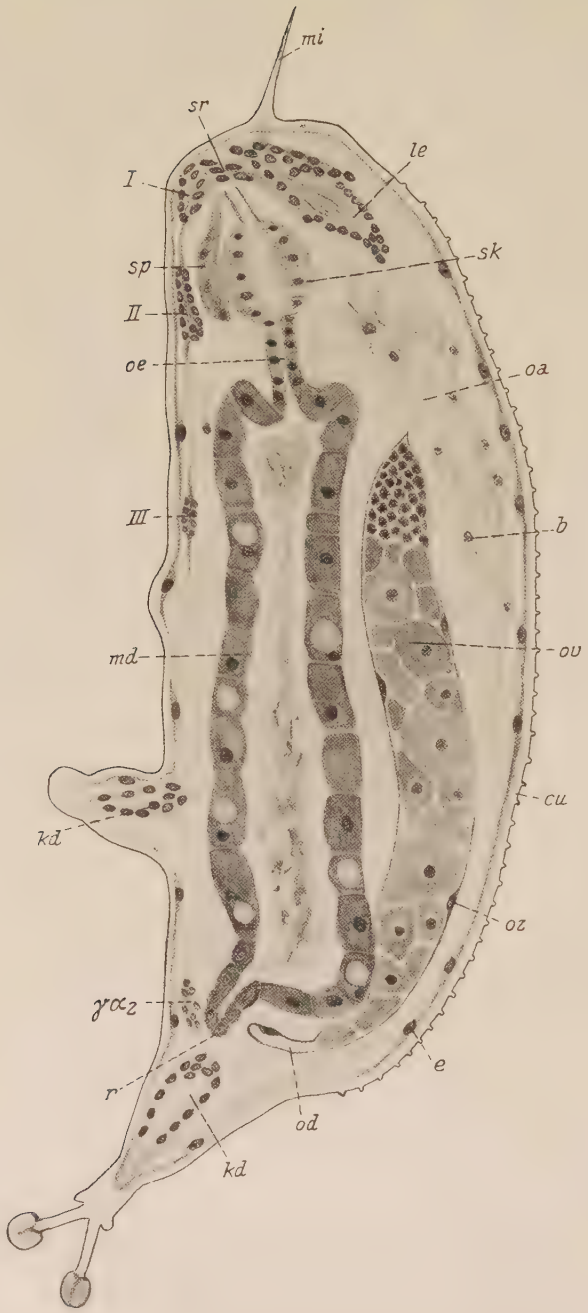


Fig. 52. Sagittalschnitt von *Batillipes mirus*, Krallendrüse (*kd*) im Vakuolenstadium, Muskulatur fortgelassen. Etwa 700 : 1. (Nach 78, verändert.)

b) Mitteldarm

Der Mitteldarm ist nach Form und Ausdehnung bei den einzelnen Tardigradengattungen verschieden gestaltet und sieht auch innerhalb derselben Species je nach dem Füllungsgrad verschieden aus. Der bei den Heterotardigraden kürzere Oesophagus, dem namentlich die Zone der Übergangszellen fehlt, bedingt einen längeren Mitteldarm dieser Formen (vgl. Fig. 52). Besonders ausgesprochene laterale Mitteldarmdivertikel als Oberflächenvergrößerungen des resorbierenden Darmabschnittes wurden bei *Echiniscoides*-Individuen auf der Höhe ihrer Ernährungs- und Wachstumstätigkeit gefunden. Sie kommen ähnlich auch bei *Batillipes* vor (vgl. Fig. 7, *1—6*), wo das erste Divertikelpaar den Oesophagus dorsal und ventral so überdeckt, daß in der Aufsicht bei dieser Art der Mitteldarm unmittelbar auf den Schlundkopf zu folgen scheint, und nur der Medianschnitt den kurzen Oesophagus erkennen läßt. Es sind konstant fünf Divertikelpaare ausgebildet, einschließlich eines vor dem Übergang des Mitteldarmes in den Enddarm vorhandenen, lateralwärts meist nur wenig hervortretenden. Ein weiteres, also sechstes Paar, das den Oesophagus teilweise ein-

bezieht, tritt bei *Echiniscoides* nicht immer auf (Fig. 53, *1*); bei *Batillipes* wurde es regelmäßig getroffen. Bei dieser letzten Form ragt zwischen dem

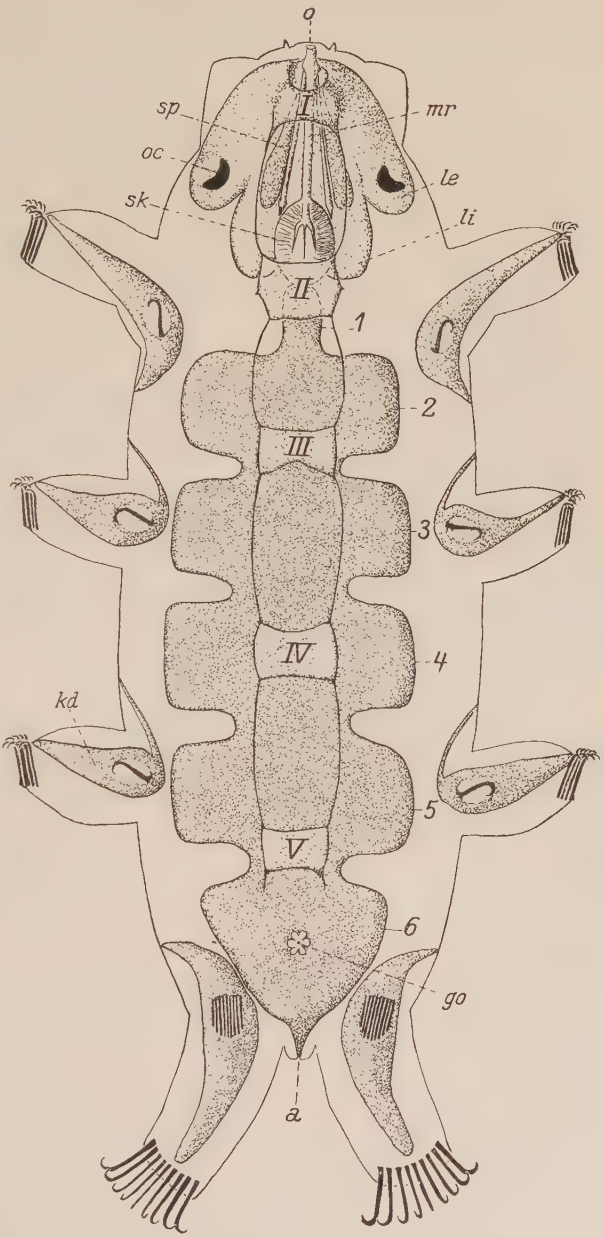


Fig. 53. Ventralansicht von *Echiniscoides sigismundi*; Muskulatur und Gonade fortgelassen. *1—6* Darmdivertikel. Etwa 600 : 1. (Nach 76, verändert.)

letzten Divertikelpaar ein medianer Zipfel, der als Coecum bezeichnet wurde, caudalwärts weit vor (Fig. 7, *coe*). Die zwischen den Divertikeln verbleibenden Einschnürungen des Darmes sind in ihrer Lage durch

den Verlauf der Extremitätenmuskeln bedingt; bei vollständiger, freilich nur selten zu beobachtender Darmfüllung werden diese Muskeln zur Seite gedrückt, und die Divertikel verstreichen, sodaß der Mitteldarm dann einen prallen, einheitlichen Sack bildet. Der Mitteldarm von *Tetrakentron* besteht aus einem einheitlichen, caudalwärts verjüngten Sack mit einer je nach dem Füllungszustand mehr oder weniger deutlichen Neigung zu fünf bis sechs lateralen Divertikeln, wobei, ähnlich wie bei *Echiniscoides*, der Oesophagus schlauchartig ausgebildet oder fast ganz in das erste Divertikelpaar einbezogen sein kann (vgl. Fig. 19). Der Mitteldarm der Arten der Genera *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* zeigt die fünf bis sechs Mitteldarmdivertikel nicht so regelmäßig, wie bei *Echiniscoides* und *Batillipes*, stimmt aber im Prinzip des Baues mit dem für diese geschilderten überein (vgl. Fig. 54). Von den hier nicht besonders genannten Heterotardigradengattungen ist die Organisation des Mesodaeums noch nicht genauer bekannt.

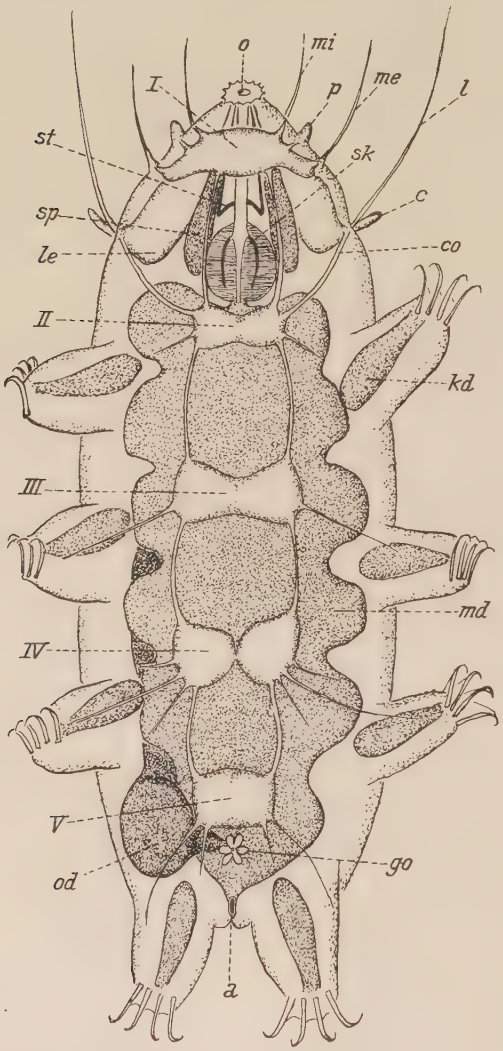


Fig. 54. Ventralansicht eines ♀ von *Echiniscus parvulus*. Etwa 1000 : 1. (Nach 78.)

Bei den Eutardigraden ist der Mitteldarm deutlicher als bei den Heterotardigraden vom Oesophagus und vom Enddarm abgesetzt (vgl. Fig. 37). Der leere Mitteldarm bildet nur einen schmalen Kanal, während bei dem gewöhnlichen Grad der Füllung ein einheitlicher Sack ausgebildet ist. In den Fällen extremer Darmfüllung treten bei den Eutardigraden, ähnlich wie normalerweise bei den Heterotardigraden, metamer angeordnete Divertikel am Mitteldarm auf, und das vom Inhalt gedehnte Rectum setzt sich dann nicht wie sonst scharf vom Mesenteron

ab. Die Mitteldarmwand besteht bei allen Tardigraden aus Zellen, die höher sind als die des Oesophagus. Die halbmondförmigen Übergangszellen, die den als Cardia zu bezeichnenden Anfangsteil des Mitteldarms umkleiden, kommen nur bei den Eutardigraden vor. Die Mitteldarmzellen sind mit ihrer Basalmembran nach außen gerichtet; ihre dem Darmlumen zugewandte, leicht vorgewölbte Fläche ist weder cuticularisiert noch bewimpert. Abgesehen davon, daß bei den Macrobioten die dort vorhandenen, etwa 40 Mitteldarmwandzellen besonders hoch sind, sind allgemein bei den Tardigraden, besonders deutlich bei den Eutardigraden, die Mitteldarmzellen bei gutem Futterzustand höher als bei schlechtem. Bei allen Gattungen werden die Mitteldarmzellen gegen den Enddarm hin allmählich niedriger. Die Grenzen der Zellen des

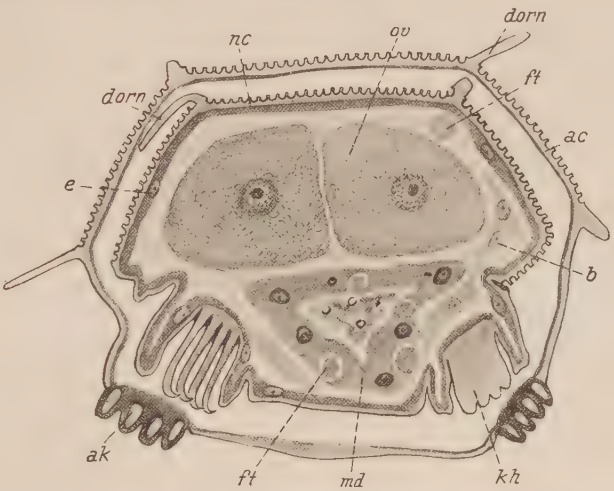


Fig. 55. Querschnitt eines *Echiniscus blumi*-♀ auf Höhe des dritten Beinpaares und der dorsalen und lateralen Haare (*dorn*) bei *d* (in der Bezeichnungsweise der Systematiker). Häutungsstadium. Etwa 900 : 1. (Nach 78.)

Mesenterons sind bei den Echiniscoiden kaum zu erkennen (vgl. Fig. 55), bei *Batillipes* sind sie etwas deutlicher, allerdings in Fig. 52 etwas übertrieben gezeichnet; bei den Eutardigraden sind sie deutlich. In den Mitteldarmzellen aller Tardigraden finden sich körnchenartige Klumpen von Nahrungsstoffen und Fetttropfen; diese letzten sind namentlich bei *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* auch im Lumen des Mesodaeums und in der Leibeshöhle dieser Formen anzutreffen (Fig. 29, 55, *ft*) (vgl. S. 48). Diese Nahrungsstoffe bedingen eine gelblich-grünliche bis braune Farbe der Mitteldarmzellen; die bei mehreren Arten (vgl. S. 21) beobachtete indigoblaue Farbe ist nach Herkunft und Zusammensetzung nicht bekannt. Außer den Nahrungspartikeln liegen in den Zellen des Mesenterons polygonale, stark lichtbrechende, krystallartige Gebilde (76, p. 509, 536—537; 78, p. 134). Da diese sich auch nach der Häutung

in den Mitteldarmzellen finden, die zu dieser Zeit völlig farblos sind und ihren gesamten Nährstoffvorrat abgegeben haben, da ferner die beschriebenen Krystalloide in den Faeces und in den Mitteldarmzellen von Embryonen im Ei deutlich zu erkennen sind, dürfte es sich um Exkretkrystalle handeln, die von den Mitteldarmzellen gespeichert und in den Darminhalt hinein exzerniert werden (vgl. Nachtrag, S. 572—573).

Bei allen drei Eutardigradengattungen, also bei *Macrobiotus*, *Hypsibius* und *Milnesium*, ist eine splanchnische Längsmuskulatur vorhanden; sie fehlt bei *Echiniscoides*, höchstwahrscheinlich auch bei *Batillipes* und *Tetrakentron*, und bei *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* ist ihre Existenz noch zweifelhaft (78, p. 135). Es handelt sich um acht Muskelzellen, die um den Mitteldarm herum angeordnet sind, und deren Verlauf durch leichte Eindellungen der Basalflächen der Mitteldarmzellen gekennzeichnet ist (Fig. 56). Am deutlichsten zu sehen sind sie in

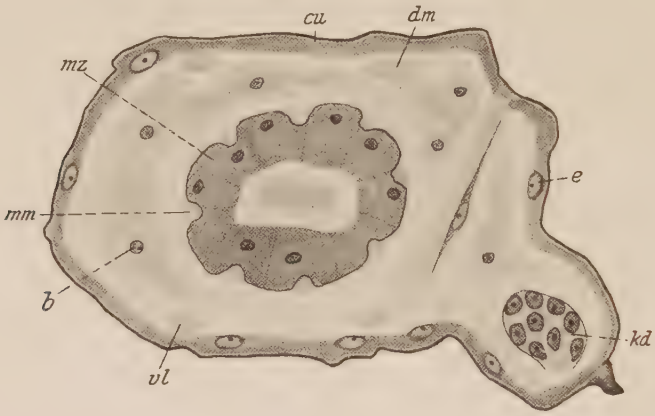


Fig. 56. Querschnitt durch *Milnesium tardigradum* auf Höhe des zweiten Beinpaares und des Anfangsteiles des Mitteldarmes. Etwa 600 : 1. (Nach 78.)

Höhe der halbmondförmigen Übergangszellen des Mitteldarms in den Oesophagus; etwas weiter rostral, auf dem Oesophagus selbst beginnen sie und sind caudalwärts nicht sehr weit auf dem Mitteldarm zu verfolgen, endigen vielmehr zwei bis drei Schnitte, das heißt 10 bis 15 μ vor der Einmündungsstelle der Darmanhangsdrüsen. Diese Muskeln bestehen, wie die übrigen der Tardigraden, aus je einer Zelle; die Lage der Kerne ist noch nicht bekannt.

c) Enddarm

Das Rectum der Tardigraden ist ein ausleitender, nicht resorbierender Darmabschnitt, es ist cuticular ausgekleidet, und seine Zellen, die niedriger sind als die des Mitteldarms, enthalten keine Nahrungseinschlüsse. Die Lage des Afters bzw. der Kloake und dementsprechend der Verlauf des Enddarmes sind bei den einzelnen Tardigraden ver-

schieden. Sämtliche bisher daraufhin untersuchten Heterotardigraden, und zwar sowohl die Arthrotardigraden *Batillipes* (184, p. 209) und *Tetrakentron* (78, p. 123), wie auch die Echiniscoiden (78, p. 123; 184, p. 209) besitzen einen After, alle Eutardigraden eine Kloake. Die Kloake der Eutardigraden ist ein länglich elliptisch gestalteter, schmaler, transversaler Spalt und liegt ausgesprochen ventral und rostral vom letzten Beinpaar; das relativ lange Rectum verläuft schräg ventral- und caudalwärts. Bei *Tetrakentron*, wahrscheinlich auch *Batillipes* und den Echiniscoiden, ist der After ein längsgestellter Spalt, der hier subterminal zwischen der bei *Tetrakentron* und den Echiniscoiden ausgebildeten caudalen Doppelfalte liegt (vgl. S. 13) (vgl. Fig. 19, 53). Das Rectum verläuft dementsprechend hauptsächlich caudalwärts und nur schwach ventralwärts. Im allgemeinen ist das Rectum der Heterotardigraden kürzer als bei den Eutardigraden und nicht so deutlich vom Mitteldarm abgesetzt wie bei jenen (vgl. Fig. 57). Das gilt sowohl anatomisch wie histologisch, denn bei den Eutardigraden stehen die Rectalzellen umgekehrt wie die des Mitteldarmes, sind also mit ihrer Basalmembran gegen das Darmlumen und mit ihrer vorgewölbten Seite gegen die Leibeshöhle hin gerichtet (vgl. Fig. 37). Sie zeigen damit deutlich ihren Charakter als eingestülpte Epidermiszellen. Einzelne dieser Zellen sind bei Hetero- wie Eutardigraden umfangreicher und oft stärker vakuolisiert als die übrigen Rectalzellen. Sie bilden meist gedrängte Zellpolster, ragen indessen auch manchmal, so bei *Echiniscoides*, stielartig verlängert, aus dem Verbande des Rectalepithels fast gelöst, in die Leibeshöhle hinein (Fig. 57, *ad*). Die Funktion dieser vielleicht drüsigen Epidermisverstärkungen, die als anale Drüsen bezeichnet worden sind, ist nicht sicher bekannt (vgl. S. 148). Für die Macrobioten und Hypsibien sind zwei von der Leibeswand entspringende, an der Dorsalfläche des Rectums inserierende Muskelzellen, die Musculi levatores ani, beschrieben worden (Fig. 37, *am*, *rm*).

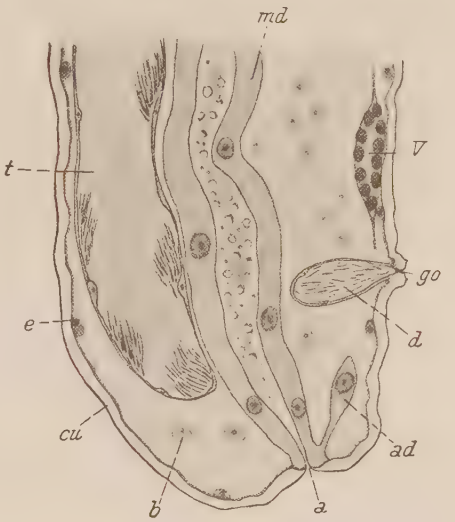


Fig. 57. Fast medianer Sagittalschnitt durch das Caudalende von *Echiniscoides sigismundi*; nur der Endabschnitt des Ductus deferens getroffen. Muskulatur fortgelassen. Etwa 700 : 1. (Nach 78.)

Anatomisch ist die Grenze zwischen Mittel- und Enddarm bei den Eutardigraden durch drei histologisch dem Rectum angehörende

Drüsen, die Vasa malpighii, gekennzeichnet (vgl. Fig. 58). Diese Drüsen fehlen den bisher daraufhin untersuchten Heterotardigraden (*Batillipes*, *Tetrakentron*, *Echiniscoides*, *Parechiniscus*, *Echiniscus* und *Pseudechiniscus*). Alle drei Drüsen sind in beiden Geschlechtern in gleicher Weise ausgebildet, und was sie an Unterschieden zeigen, steht nicht in Beziehung zur Geschlechtsreife. Diese Unterschiede liegen in der verschiedenen Länge der beiden lateralen Drüsen; die mediane, als dorsale Drüse bezeichnete, ist stets kurz. Der lange und der kurze Typus, den die lateralen Drüsen zeigen, sind durch Übergänge miteinander verbunden. Bei dem extrem langen Typus sind die lateralen Vasa etwa so lang wie ein jugendliches Ovar, und an ihre spitzen Rostralzipfel tritt jederseits ein schräg lateroventraler Muskel [der Muskel *e—N*] (vgl. Fig. 34 B) heran (vgl. Fig. 1). Das kurze Stadium der Drüsen veranschaulicht Fig. 36. Die verschiedene Länge der Drüsen sollte vom Ernährungszustand (109, p. 511) oder vom Alter der Tiere (3, p. 267) abhängig sein. Der Ernährungszustand eines Tardigraden ist am sichersten an den Speicherzellen zu erkennen. Diese beladen sich bis zum Simplexstadium mit Nährstoffen, die während der Erneuerung des Buccalapparates aufgezehrt werden. Ein frisch gehäutetes Tier müßte demnach als relativ schlecht genährt gelten. Da unmittelbar vor der Ausstoßung des Buccalapparates, während dessen Neubildung und sofort nach der Häutung der lange wie der kurze Typ der Lateraldrüsen gefunden wurde (78, p. 138), scheint eine Korrelation der Drüsenlänge mit dem Futterzustand nicht wahrscheinlich zu sein. Sicherlich ist die Länge der lateralen Drüsen unabhängig vom Lebensalter, denn es sind jugendliche und alte, geschlechtsreife Tiere mit langen wie kurzen Drüsen gefunden worden (78, p. 139). Mit Geschlechtstätigkeit wie Geschlechtsverschiedenheit, mit Alter und Häutungsverhältnissen steht die verschiedene Länge der lateralen

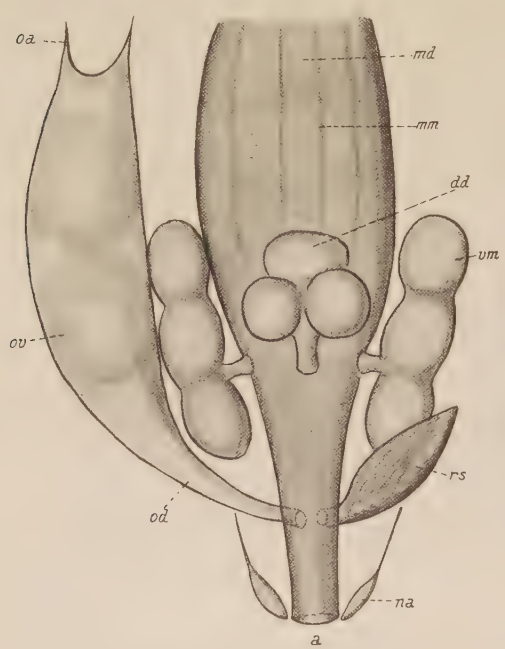


Fig. 58. Schematische Dorsalansicht von Mittel- und Enddarm, Darmanhangsdrüsen und Geschlechtsorganen eines Eutardigraden-♀ (Typ: *Hypsibius convergens*). (Nach 78.)

Drüsen in keiner Beziehung; sie muß vorläufig unerklärt bleiben[1]). Während die Gonodukte zwei bis drei Rectalzellenbreiten rostralwärts von der Kloakenöffnung in das Rectum einmünden, sitzen die Vasa malpighii mehr als doppelt so weit von der Einmündung der Gonodukte darmaufwärts (vgl. Fig. 58). Diese weit von den Geschlechtsausführgängen entfernte Lage und die Gleichheit in beiden Geschlechtern macht es sehr unwahrscheinlich, daß die Drüsen Anhangsorgane des Genitalapparates sind. Bei der Elimination von vitalen Farbstoffen aus dem Tardigradenkörper sind sie nicht beteiligt (77, p. 347, 351). Trotzdem dürften sie im normalen Leben als Exkretionsorgane funktionieren, da sowohl bei der dorsalen, wie bei den beiden lateralen Drüsen im Lumen der kurzen Ausführgänge halb durchsichtige, stark lichtbrechende Gebilde gefunden wurden (Fig. 37, 59 bei *r*) (78, p. 139). Diese Partikel erinnern an die in den Mitteldarmzellen und den Faeces beobachteten, als Exkretkörnchen angesprochenen Krystalloide. Es erscheint verständlich, daß nur bei den Eutardigraden mit ihrem im Verhältnis zum Enddarm kurzen Mesodaeum besondere Exkretionsorgane am Rectum vorkommen, während der relativ lange Mitteldarm der Heterotardigraden für die Exkretion dieser Formen genügt. Die stellenweise körnchenartig zerkrümelten, kantigen, gelben Exkretmassen erfüllen wie ein Ausguß das Lumen der Ausführgänge der drei Vasa malpighii. Die Funktion der Darmanhangsdrüsen kann jedoch mit den angeführten Befunden noch nicht als sicher festgestellt gelten, da das untersuchte Material noch zu gering ist. Der Bau der Drüsen dagegen ist genau bekannt. Die lateralen Drüsen, die, wie bemerkt, lang, mittellang oder kurz sein können, und die dorsale, durchweg kurze, bestehen überall, bei beiden Geschlechtern, bei *Macrobiotus*, *Hypsibius* wie *Milnesium* aus drei großen Zellen mit großen, oft gelappten Kernen. Die vielzelligen, langen Gebilde, die man in Übereinstimmung mit Plate's und Lance's Figuren (109, tab. 20, fig. 12, 13, *gl l*; 70, tab. 3, fig. 11, 14, *ap. ex.*) in Totalpräparaten zu sehen meint, und die Basse (3, tab. 15, fig. 9) im optischen Schnitt darstellt, kommen durch eine Täuschung zustande. Man sieht den Zusammenhang des Drüsenstranges mit dem Muskel (vgl. S. 88), hält diesen für die eine Drüsenwand, die Drüse selbst für die andere Wand und den Zwischenraum zwischen Drüse und Muskel für das Drüsenlumen. Bei gut gelungenen Kernfärbungen derselben Individuen sieht man jedoch, daß die äußere Wand kernlos ist und von dem Strang eines seinen Kern oft viel weiter rostral aufweisenden Muskels gebildet wird, und daß die innere Wand die drei typischen gelappten Kerne der Anhangsdrüse des Darmes enthält. Der Längsschnitt zeigt dann die Anordnung der Zellen. Wie im kurzen

[1]) Weitere Untersuchungen über die Exkretionsorgane finden sich im Nachtrag (vgl. S. 564).

Stadium der lateralen Drüsen und auch der dorsalen, der Ausführungsgang von der mittleren der drei Zellen ausgeht, so ist es auch bei den langen lateralen Drüsen (Fig. 58). Der Ausführungsgang entspringt von dem caudalen Ende der mittleren Zelle, deren Zellkörper rostralwärts verlängert ist. Weiter rostral schließt sich eine gleichfalls langgestreckte Außenzelle an die Mittelzelle an, während caudal vom Ausführungsgang die kurz bleibende Außenzelle der Mittelzelle anliegt. Im kurzen Stadium sind die drei Zellen der lateralen wie der dorsalen Drüse in Form eines T oder eines Kleeblattes angeordnet (Fig. 36), im langen Stadium der lateralen ist der rostralwärts gerichtete Balken

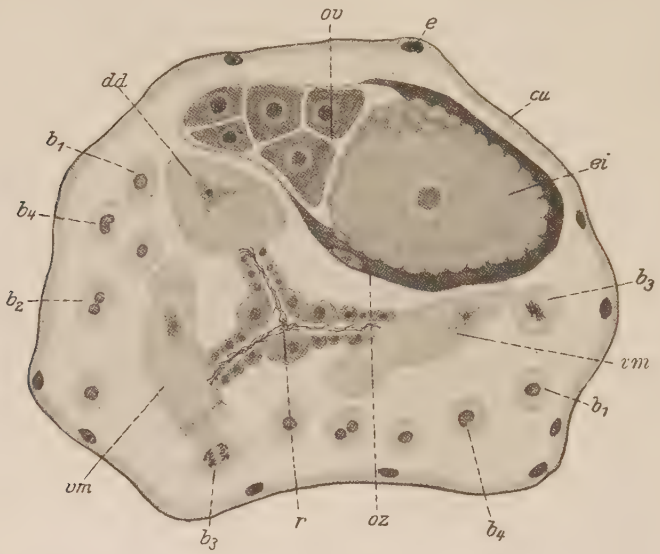


Fig. 59. Querschnitt durch *Macrobiotus hufelandii* auf Höhe des dorsalen (*dd*) und der lateralen (*vm*) Darmanhangsdrüsenausführgänge. b_1 gewöhnliche Speicherzellen; b_2 solche mit zwei Kernen; b_3 solche mit Mitosen; b_4 solche mit langgestreckten, eingeschnürten Kernen; *oz* eine im Zustand der Sekretion des Chorions für die Eizelle befindliche Ovarendothelzelle. In den Ausführgängen der Vasa malpighii (*dd*, *vm*) und im Rectum (*r*) Exkretanhäufungen. Muskulatur fortgelassen. Etwa 800 : 1. (Nach 78.)

des T verlängert. Die Zellen des Ausführungsganges werden von der Einmündung in den Darm gegen die Drüse hin niedriger, sie sind ihrem Charakter nach Rectalzellen, haben also die gewölbte Seite gegen die Leibeshöhle hin gewandt (Fig. 59). Es ist danach mit Recht die ektodermale Herkunft der Drüsen schon angenommen worden (78, p. 140), als die Entwicklungsgeschichte noch nicht bekannt war. Abgesehen von der etwas verschiedenen Anordnung und der verschiedenen Länge, mit welcher die lateralen Drüsen aus noch ungeklärten Ursachen auftreten (vgl. S. 88), besteht zwischen ihnen und der stets kurzen dorsalen Drüse kein morphologischer Unterschied.

12. Geschlechtsorgane

Die nach dem Typus der Sackgonade gebauten Gonaden der gonochoristischen Tardigraden liegen als unpaare Säcke dorsal vom Darm; ihr paariger Grundtypus konnte aus einer Reihe von Charakteren erschlossen werden (78, p. 140), bevor noch die Entstehung der Gonade aus zwei Coelomsäcken bekannt war. Paarig sind zunächst die Aufhängebänder beim Hoden wie beim Ovar der Eutardigraden, und zwar sind bei erwachsenen Tieren zwei von den blinden, zipfelartig ausgezogenen Enden der Gonade zur Dorsalwand des Körpers schräg rostralwärts ziehende Bänder vorhanden (Fig. 1), die plasmaarme, kernlose Fortsetzungen des Gonadenepithels sind (Fig. 37, *oa*). Bei prall gefüllter Gonade verstreichen die Zipfel (65, p. 734). Jugendliche Hypsibien und Milnesien (27, tab. 16, fig. 4) besitzen außer den beiden dorsomedianen noch zwei laterale Gonadenaufhängebänder (80, p. 361), auch sind bei diesen Jungtieren die Ligamente nicht kernlos, sondern zeigen je einen Kern wie die Muskelzellen, denen sie gleichzusetzen sind (Fig. 60). Bei den auf diesen Charakter hin untersuchten erwachsenen Heterotardigraden der Genera *Batillipes*, *Tetrakentron*, *Echiniscoides*, *Echiniscus*, *Pseudechiniscus* ist nur ein medianes, kernloses Aufhängeband der Gonade vorhanden (vgl. Fig. 63). Die Form und Ausdehnung der Gonade ist vom Alter und der Geschlechtstätigkeit abhängig; bei jugendlichen Tieren ist die Gonade ein schmaler, ganz kurzer Streifen, und bei erwachsenen Individuen nach der Eiablage ist das Ovar gleichfalls schmal, aber langgestreckt und reicht bis etwa zur Höhe des zweiten Bauchganglions (Fig. 52, *III*). Bei Tieren, die kurz vor der Eiablage stehen, ist das Ovar langgestreckt, reicht bis zum Oesophagus ins rostrale Körperdrittel hinein und überdeckt in der Dorsalansicht als breiter Sack den dann zusammengedrückten Mittel- und Enddarm, deren hellgelber bis braunschwarzer Inhalt ventral von der Gonade durchschimmert (vgl. Fig. 61). Der reife Hoden der *Milnesium*-♂♂ ist sehr klein und quergestellt bohnenförmig (184, p. 229, Anm.) (vgl. Fig. 398, *t*). Noch weiter als die Gonaden bei den übrigen Tardigraden reichen die Hoden bei *Tetrakentron* rostralwärts, wie Fig. 46

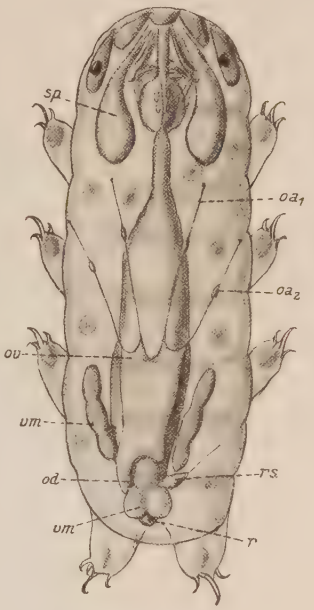


Fig. 60. Dorsalansicht eines frisch geschlüpften *Hypsibius convergens*-♀; Muskulatur des Körpers und der Extremitäten fortgelassen. Der Nebenast der inneren oder vorderen Kralle ist bei Hypsibien in der Dorsalansicht nicht zu sehen; am vierten linken Bein wurde er angedeutet. Etwa 800 : 1. (Nach 80.)

zeigt, in der Schlundkopf und Hoden in demselben Querschnitt getroffen sind. Auch das Ovar dieser Form unterscheidet sich insofern von dem der anderen Arten, als nicht, wie sonst bei den Tardigraden,

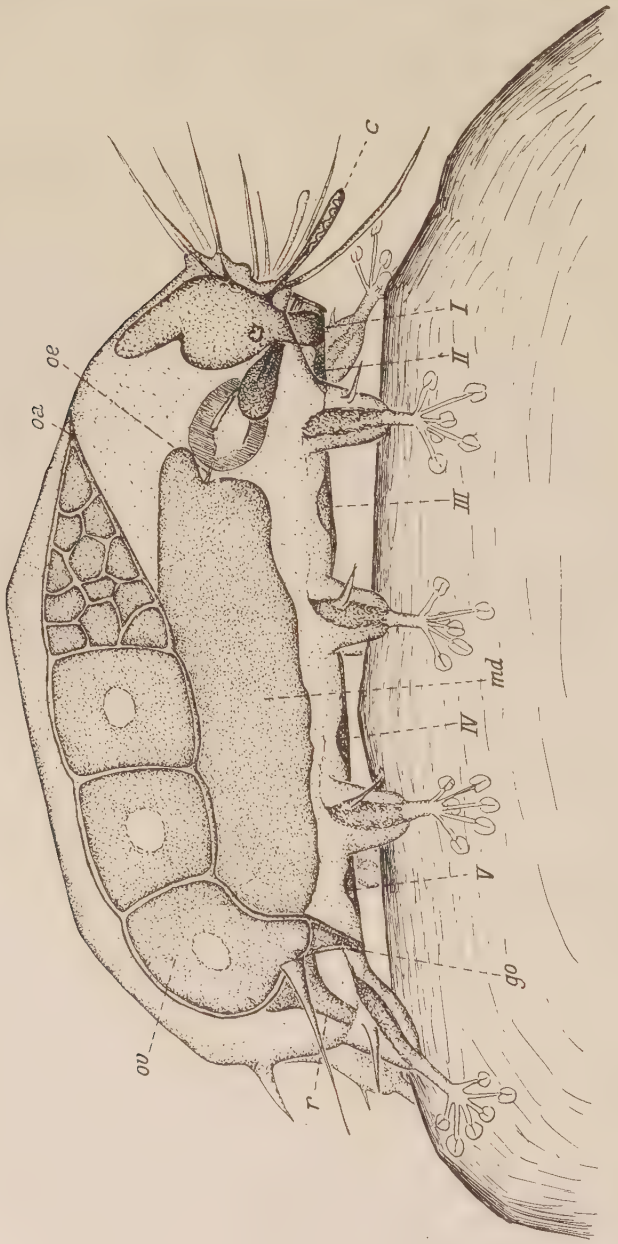


Fig. 61. Lateralbild eines ♀ von *Batillipes mirus*, auf einem Sandkorn sitzend. Etwa 250 : 1. (Nach 76, verändert.)

die großen Eier des reifen Ovars hintereinander, sondern zum Teil nebeneinander liegen, entsprechend der bedeutenden Breite des ganz auf Anschmiegen an das Substrat gebauten, epizoischen *Tetrakentron*

synaptae. Dadurch wird das reife Ovar, das sonst etwa drei- bis viermal so lang wie breit ist, hier etwa zweimal so lang wie breit.

Die außerordentlich dünne Wand der Gonade der Tardigraden ist im Schnitt eigentlich nur da als solche zu erkennen, wo einer der ziemlich seltenen, in das Gonadenlumen hinein vorspringenden Kerne getroffen ist (vgl. Fig. 37). Veränderungen des Ovarepithels bei der Chorionbildung werden bei der Behandlung der Oogenese besprochen (vgl. S. 102). Wenige große, plasmaarme Zellen bilden, wie bei dem Ovar, auch bei dem Hoden die Wand; der ganz flach ausgezogene Zellkörper weist nur in der Umgebung der Kerne eine gegen das Lumen der Gonade

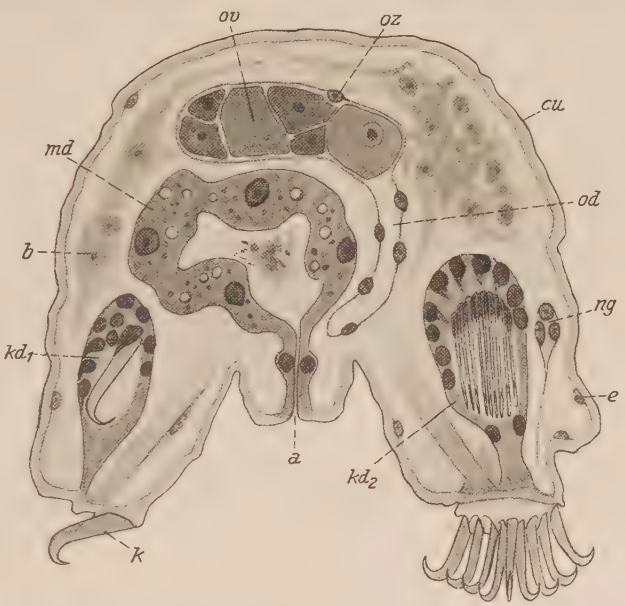


Fig. 62. Querschnitt durch ein *Echiniscoides sigismundi*-♀ auf Höhe des Afters (*a*) und vierten Beinpaares. kd_1 Krallendrüse (und Bein) sagittal, kd_2 Krallendrüse (und Bein) der linken Seite, frontal getroffen. *od* der 10 μ weiter rostral im Gonoporus mündende Ovidukt. Etwa 1200 : 1. (Nach 78.)

hin gerichtete Vorwölbung auf (Fig. 57). Der Charakter des Epithels der Gonodukte gleicht dem des Gonadenepithels (vgl. Fig. 62), wie auch die Entwicklungsgeschichte die Gonodukte als von der Gonade caudal- und ventralwärts auswachsend erweist.

Die Ductus deferentes der Tardigraden sind paarige Gänge, die im allgemeinen von caudalen, zipfelartigen Verjüngungen des Hodens aus bogenförmig ventralwärts verlaufen. Bei *Batillipes* sind die Ductus deferentes annähernd gerade Kanäle (Fig. 7, *d*), sie entspringen von caudalen, mächtig erweiterten Endsäcken des Hodens, den sogenannten Vesiculae seminales (Fig. 7, *vs*) und ziehen fast horizontal zum Gonoporus. In den caudalen Teilen des Hodens, namentlich auch in diesen

Samenblasen bei *Batillipes*, und in den Ductus deferentes sieht man bei geschlechtsreifen ♂♂ die Spermatozoen in lebhaft schlängelnder Bewegung. Der Ovidukt ist unpaar, und zwar verläßt er bei keiner der bisher untersuchten Arten konstant auf der rechten oder linken Seite, sondern bald auf der einen, bald auf der anderen das Ovar, und eine regelmäßige Lage des Ovidukts nur auf der rechten Körperseite, wie sie für *Macrobiotus hufelandii* beschrieben worden ist (3, p. 270—271; 6, p. 649), fand sich bei gründlicher Nachuntersuchung nicht bestätigt (Fig. 1, 2, 58). Der symmetrische Verlauf der Ductus deferentes und der asymmetrische Verlauf des Oviduktes bedingen, daß bei den Heterotardigraden, namentlich bei den Gattungen *Echiniscoides* und *Batillipes*, deren Dorsalansicht nicht wie bei den Echiniscen durch cuticulare Platten behindert wird, die Geschlechtsunterschiede

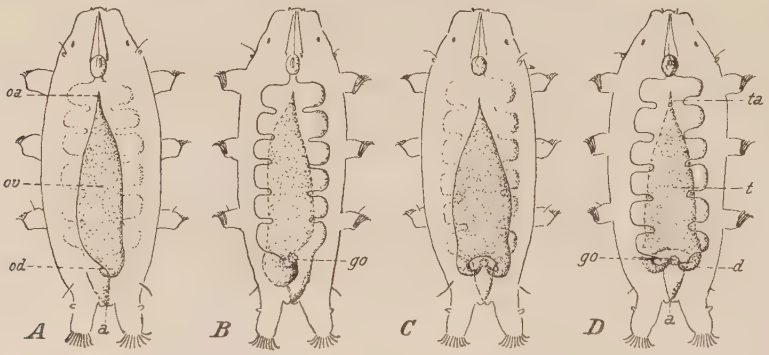


Fig. 63. Lagebilder der Gonaden von *Echiniscoides sigismundi*, A ♀ dorsal, B ♀ ventral, C ♂ dorsal, D ♂ ventral. Gonaden punktiert, Darm weiß. Etwa 180 : 1. (Nach 76, verändert.)

auch beim lebenden Tier leicht mit schwächeren Vergrößerungen zu erkennen sind. Da bei den bisher daraufhin untersuchten Heterotardigraden der Darm nur bei den Häutungen entleert wird (vgl. S. 147, 173), sonst aber durch seinen Inhalt deutlich gefärbt ist, da er außerdem nicht wie das schmale und ventralwärts gebogene Rectum der Eutardigraden durch Vasa malpighii und Receptaculum seminis teilweise verdeckt ist, ist der das Rectum der Heterotardigraden überdeckende caudale Mitteldarmteil, das für die Geschlechtsunterscheidung wichtige Coecum (vgl. S. 83), meist auch am lebenden Tier deutlich zu sehen (Fig. 63). Bei nicht geschlechtsreifen Tieren sind die letzten Divertikel des Mesenterons symmetrisch, und das Coecum, das bei *Batillipes* besonders deutlich zipfelförmig abgesetzt ist (vgl. Fig. 7, *coe*), sitzt den letzten Mitteldarmdivertikeln breit dreieckig an. Beim reifen ♂ sind die Divertikel symmetrisch, und das Coecum liegt zwischen den Ductus deferentes, die es beiderseits einbuchten. Beim geschlechtsreifen ♀ wird das rechte oder linke Darmdivertikel durch den auf dieser oder

jener Seite verlaufenden Ovidukt eingedellt, und der terminale Blindsack liegt nach der entgegengesetzten Seite hin verschoben. Diese Verschiedenheiten in der Form des Darmes treten infolge des hellgelben bis schwarzbraunen, den ganzen Darm ausfüllenden Inhaltes bei dem fast glashell durchsichtigen *Batillipes* besonders deutlich hervor (vgl. Fig. 100). Hinsichtlich des Verlaufs der Gonodukte besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen den Arthrotardigraden *Batillipes* und *Tetrakentron* und den daraufhin untersuchten Echiniscoiden (*Echiniscoides*, *Parechiniscus*, *Echiniscus*, *Pseudechiniscus*), also den Heterotardigraden einerseits und den Eutardigraden andererseits. Bei den ersten münden die Gonodukte, vom Verdauungstractus unabhängig, durch einen eigenen Gonoporus nach außen. Dieser liegt ventral, präanal inmitten einer von cuticularen Falten gebildeten Rosette (vgl. Fig. 54, *go*). Derartige Falten fehlen bei *Batillipes* (184, p. 209). Die Ductus deferentes vereinigen sich unmittelbar vor diesem Gonoporus (Fig. 19); der Ovidukt ist, wie oben beschrieben, unpaar. Bei zweikralligen Jungtieren von *Echiniscus* (vgl. S. 166), die nur eine kleine Gonade besitzen, konnte der Gonoporus nicht erkannt werden (78, p. 123). Bei den Eutardigraden münden die Gonodukte gleichfalls ventral, aber nicht selbständig, sondern in das Rectum (vgl. Fig. 2, 58); bei diesen Formen ist danach der After als Kloake zu bezeichnen. Die beiden Ductus deferentes umgreifen den Darm rechts und links und münden in gleicher Höhe nahe beieinander in der Mitte der Ventralfläche des Proctodaeums; der Ovidukt umzieht den Darm bald rechts, bald links und mündet rechts oder links von der Mitte in die ventrale Fläche des Rectums.

Ein Receptaculum seminis ist bisher nur bei Macrobioten- und Hypsibien-♀ in Herbst- und Wintermaterial gefunden worden (78, p. 144). Ob es bei allen Species dieser Genera vorkommt, ist unbekannt, da das Receptaculum nur in gefülltem Zustand, wo es dorsal vom Darm sich erhebt, nachweisbar ist. Das Receptaculum, in welchem die Spermatozoen bewegungslos, wie agglutiniert liegen, ist ein etwa 30—40 μ langer, 10—15 μ breiter Sack, der rechts oder links von der Mitte des Rectums, also dem Ovidukt gegenüber, ventral in den Enddarm mündet (vgl. Fig. 1, 58, 391, *rs*). Schräg von dorsal und rostral her kommend und ventral- und caudalwärts ziehend, treffen sich Ovidukt und Receptaculum seminis ventral vom Darm in der Medianebene des Tieres. Das freie, distale Ende des Receptaculum läuft spitz zu; von diesem spitzen Ende zieht ein Aufhängeband dorsalwärts an die Epidermis (Fig. 2). Je nach dem Füllungsgrad liegt das Receptaculum seminis entweder nur lateral, rechts oder links, oder lateral und auch dorsal und überdeckt im letzten Fall die sogenannte dorsale Drüse, also das in der Medianebene gelegene der drei Vasa malpighii. Der kurze Ausführungsgang des Receptaculum seminis und die Tasche selber

bestehen aus den gleichen, großen, plasmaarmen Zellen mit in das Lumen hinein vorspringenden Kernen, wie solche auch die Wandungen von Ovar und Ovidukt bilden.

B. Ontogenie der Tardigraden

Abgesehen von Schnitten von *Tetrakentron*-Hoden (Fig. 64) und *Echiniscus*- und *Milnesium*-Eiern (Fig. 83, 84), sowie Totalpräparaten

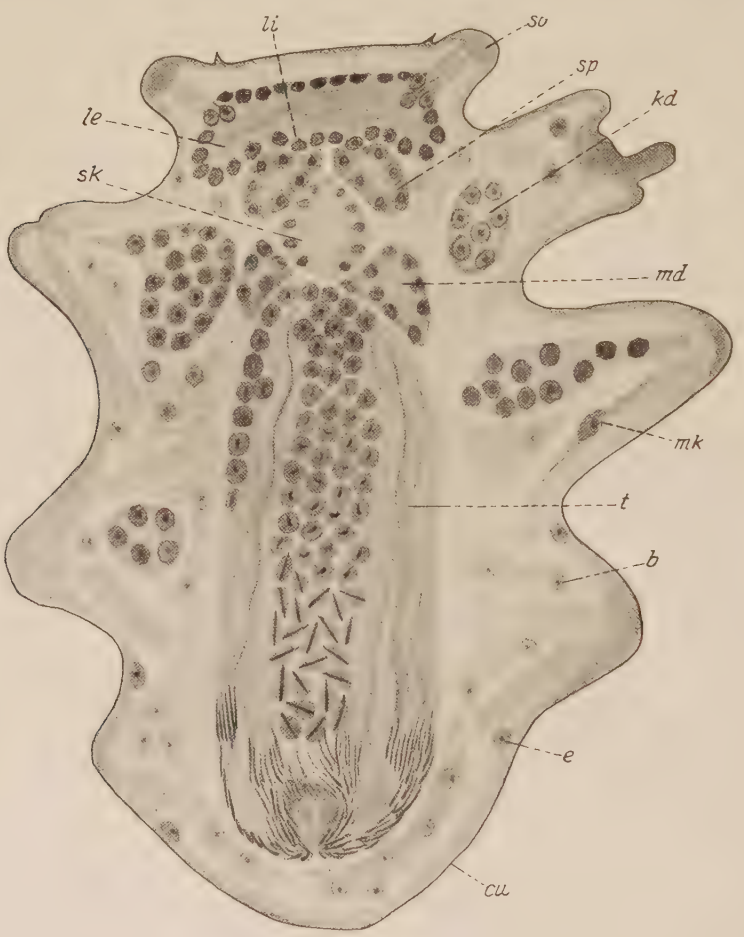


Fig. 64. Frontalschnitt eines ♂ von *Tetrakentron synaptae*. Etwa 1000 : 1. (Nach 78.)

von *Echiniscoides*-Eiern (Fig. 110), sind Vorentwicklung und Eientwicklung der Tardigraden hauptsächlich an Eutardigradenarten der Genera *Macrobiotus* und *Hypsibius*, namentlich den letzten, untersucht worden. Die großen Eier von *Milnesium* (vgl. S. 105) scheinen zwar für die Untersuchung der Embryogenese besonders geeignet zu sein, sind aber infolge ihres dicken Chorions schwer zu fixieren, und

in dem stark granulierten, von größeren Nahrungsmengen durchsetzten Plasma der Blastomeren sind Zellgrenzen und auch Kerne wenig deutlich (vgl. Fig. 83).

1. Vorentwicklung, Copulation und Eiablage

Die Spermiogenese, für die eine ergänzende Nachuntersuchung erforderlich wäre, ist für *Hypsibius dujardini* (Doy.) [Henneke's *Macrobiotus macronyx* Duj. ist der *Hypsibius dujardini* (Doy.) oder *H. megalonyx* (Thulin) (184, p. 252)] beschrieben worden (65). Die jüngsten Keimdrüsen, die untersucht wurden, waren von deutlichen zelligen Elementen erfüllt. Henneke vermutet, daß nicht alle späteren Zellfolgen von diesen Elementen abstammen, sondern daß später noch von verschiedenen Stellen der Hodenwand her, aus dem Hodenendothel Zellen ins Innere rücken. Er hat in fast jedem Hoden die in Fig. 65 dargestellten Gruppen von Zellen (*spg*) gefunden, die sich mit Eisenhämatoxylin besonders dunkel färbten und als Keimzellen bezeichnet wurden.

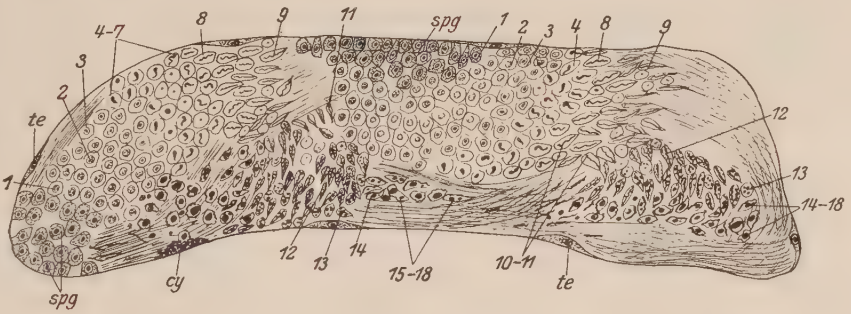


Fig. 65. Sagittalschnitt durch den Hoden von *Hypsibius dujardini*. Etwa 1000 : 1. (Nach 65, verändert.)

Das Keimepithel wäre demnach im Hoden der Tardigraden diskontinuierlich, in einzelne Keimbezirke aufgelöst und nicht auf bestimmte Partien des Hodens beschränkt. Henneke's Schnittbilder, in denen die bald mehr, bald minder vollständigen Reihen der aufeinander folgenden Generationen von Samenzellen in zwar krummer, oft vielfach ineinander verschlungener Linie doch immer auf die einzelnen Keimpunkte oder Keimbezirke hinweisen, machen es wahrscheinlich, daß die Entwicklungsreihen tatsächlich von dort herstammen, und die Spermatogenese nicht von der ganzen Innenfläche des Hodens gleichmäßig ausgeht. Die von den Keimzellen abstammenden Spermatogonien sind lebhaft sich teilende, relativ kleine Zellen, deren Kern eine deutliche Kernmembran und einen großen, stark färbbaren Nucleolus besitzt. Die Spermatogonien wachsen zu den großen Spermatocyten I. Ordnung heran. Bei diesen letzten, wie bei den Spermatogonien, färbt sich das Plasma mit Eisenhämatoxylin viel dunkler als bei den Spermatiden. Die Reifeteilungen sind von den Teilungen

der Spermatogonien durch die verschiedene Größe der sich teilenden Zellen und der Chromosomen zu unterscheiden. Die Chromosomen sind bei den Reifeteilungen größer als bei den Teilungen der Spermatogonien. Die Reifeteilungen folgen sehr schnell aufeinander, die haploide Chromosomenzahl bei *Hypsibius dujardini* beträgt 5. Von dem Nachweis der Centrosomen abgesehen, sind die Reifeteilungen im einzelnen nicht bekannt. Ausführlich beschrieben sind die Stadien der Ausbildung des Spermatozoons. Nach beendeter Reifeteilung ist die Spermatide des 1. Stadiums eine Zelle mit großem Kern und deutlicher Kernmembran. Das Chromatin ist in größeren Brocken

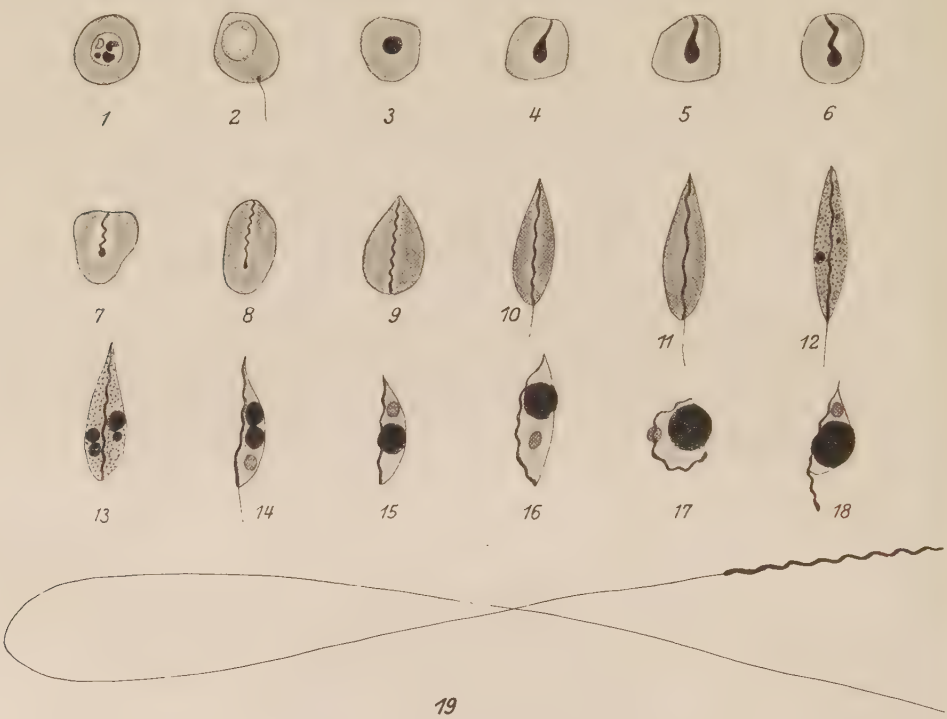


Fig. 66. Entwicklung von der Spermatide (*1*) zum Spermatozoon (*19*) bei *Hypsibius dujardini*. (Nach 65.)

im Kern verteilt und zeigt durch diese Verteilung seine Herkunft von mehreren Chromosomen (Fig. 66, *1*). Auf dem nächsten Stadium lösen sich die Brocken in kleine Körnchen auf, außerdem sieht man an der Zellwand einen kleinen Faden entspringen, der mit einem Körnchen beginnt (Fig. 66, *2*). Dieses ist vielleicht das Centrosoma oder Mittelstück, es war allerdings auf späteren Stadien nicht mehr nachzuweisen. Die Größe der Spermatiden auf diesem 2. Stadium beträgt etwa 3 bis 3,5 μ. Die jetzt folgende Zusammenballung des Chromatins beginnt mit dem Auftreten eines größeren Chromatinklümpchens im Kern, an das sich das übrige Chromatin anlegt. So entsteht eine Spermatide des

3. Stadiums, deren Chromatin zu einem Klumpen vereinigt ist, den ein heller Hof umgibt (Fig. 66, *3*). Eine Kernmembran ist nicht mehr nachweisbar, sei es, daß sie sich dem Chromatin fest angelegt, sei es, daß sie sich aufgelöst hat. Der helle Hof um das Chromatin könnte auf ausgepreßte Karyolymphe oder auf Stoffwechselvorgänge im Chromatin zurückzuführen sein. Der an Ausstrichpräparaten nachweisbare, relativ lange Schwanzfaden (10 μ) konnte auf Schnitten fast nie in Verbindung mit der zugehörigen Zelle nachgewiesen werden und wurde deshalb nicht abgebildet. In dem folgenden 4. Stadium der Spermatide wird der kugelige Chromatinklumpen durch einen kleinen Fortsatz kommaförmig. Die Lage des Klumpens und seines Fortsatzes, sowie dessen Krümmung zeigt Fig. 66, *4*. Der auf diesem Stadium noch bestehende helle Hof um das Chromatin nimmt in der Folge allmählich ab, verschwindet aber erst, wenn der Kopf vollkommen ausgebildet ist. Ein neuer kleiner Fortsatz an der Spitze der chromatischen Substanz, dessen Konkavität nach der anderen Seite wie die des ersten Fortsatzes weist, kennzeichnet das 5. Stadium der Spermatide (Fig. 66, *5*). Die in Schnitten scheinbar in einer Ebene liegenden Krümmungen sind wahrscheinlich, aber nicht sicher, der Ausdruck einer spiraligen Drehung des Chromatins. Das Auftreten weiterer Windungen und Streckung des Chromatins führt zu den nächsten Stadien 6 bis 9, in denen auch die Zelle selbst sich etwas streckt und birnförmig wird. Die Basis des gewundenen Chromatinfadens reicht bis an die Zellmembran (Fig. 66, *6* bis *9*). Im Stadium 10 mißt die Spermatide 5—7 μ, und der helle Hof um das Chromatin ist noch vorhanden (Fig. 66, *10*), im Stadium 11, in dem Zelle und Chromatin noch mehr in die Länge gestreckt sind, nicht mehr (Fig. 66, *11*). Von allgemeiner Bedeutung in dieser Darstellung ist die Tatsache, daß die spiralige Drehung des Kopfes, die für die Spermatozoen von *Hypsibius dujardini* beschrieben worden ist (65, p. 738), schon während der Entwicklung des Kopfes ausgebildet wird. Ob ein kleiner Teil des auf Stadium 11 den Kopf noch umgebenden Plasmamantels zum Aufbau des Schwanzes beiträgt, ist nicht festgestellt, sicher ist nur, daß die Hauptmasse des Cytoplasmas zugrunde geht. In dem zunächst noch homogenen Plasma, wie es Fig. 66 (*12*) zeigt, treten kleine, mit Eisenhämatoxylin sich schwarz färbende Körnchen auf. Diese werden größer, sodaß man schließlich neben den Körnchen einige große, sich intensiv schwarz färbende Tropfen findet (Fig. 66, *13*, *14*). Der chromatische Faden oder Kopf der Spermatide wird jetzt randständig, indem das gesamte Protoplasma an eine Seite rückt (Fig. 66, *15*). Alle Körnchen sind zu zwei sich schwarz färbenden Tropfen zusammengeflossen. Das Protoplasma ist also wieder homogen geworden. In ihm liegt außer den beiden, bald zu einem Klumpen zusammentretenden schwarzen Tropfen ein in Entstehung und Bedeutung unbekannter, als Produkt

Univ. of Arizona Library

des allgemeinen Degenerationsprozesses im Plasma angesprochener, gelblich sich färbender Körper. Der Kopf beginnt sich jetzt nach der Seite der ansitzenden Plasmamasse einzukrümmen (Fig. 66, *16*), und diese Einkrümmung schreitet bald so weit fort, daß der Spermatidenkopf fast einen das Plasma einschließenden Kreis bildet (Fig. 66, *17*). Das Cytoplasma löst sich oben oder unten vom Kopfe los und trennt sich schließlich ganz von ihm (Fig. 66, *18*). Die abgestoßenen Cytoplasmamassen scheinen von den Hodenendothelzellen resorbiert zu werden (Fig. 65, *cy*). Der Kopf des nun fertig ausgebildeten Spermatozoons streckt sich wieder, und in ganz reifen Hoden findet man nur Spermien mit vollständig geraden Köpfen.

Die flagellatenförmigen, und zwar lang fadenförmigen Spermatozoen der Tardigraden sind erst von wenigen Arten beschrieben worden. Bei *Hypsibius dujardini* sind sie 80—90 μ lang und sehr dünn (Fig. 66, *19*). Der nur aus Kernsubstanz bestehende Kopf ist spiralig gewunden; die sieben bis acht Windungen werden gegen den Schwanz zu etwas weiter. Der Kopf ist nach vorn verjüngt und endet mit einer kleinen, seitwärts gewendeten Spitze, die vielleicht ein Spitzenstück darstellt. Neben den gewöhnlichen, 11—12 μ lange Köpfe besitzenden Spermien kommen, offenbar selten (65, p. 738), Riesenspermatozoen mit 16 μ langen Köpfen vor, deren Entstehung bei den Tardigraden noch nicht beobachtet worden ist; wahrscheinlich stammen, wie in den von anderen Tieren beschriebenen Fällen, die Riesenspermatozoen von Spermatocyten, deren letzte oder vorletzte Teilung unterblieben ist. Das kornartige Mittelstück der Samenzelle ist nicht ganz sicher festgestellt. Der Schwanz ist ein äußerst dünner Faden von 70—80 μ Länge; seine Zusammensetzung aus Fibrillen war in Macerationspräparaten nachweisbar. Spermatiden mit noch anhängendem Plasmaklumpen und fast fertige Spermatozoen von *Macrobiotus hufelandii* (5, p. 60) entsprechen dem für *Hypsibius dujardini* beschriebenen Typus. Bei einem 105 μ langen *Tetrakentron*-♂ wurden 35 μ lange Spermatozoen gefunden (78, p. 144), deren Schwänze bis fast an das rostrale Ende des Hodens reichen, während die Köpfe gegen den Gonoporus hin gewendet liegen (Fig. 64). Die lebhaft schlängelnde Bewegung der Spermatozoen im Caudalteil des Tardigradenhodens, zum Beispiel in den Vesiculae seminales von *Batillipes*, sowie in den Ductus deferentes war oben bereits erwähnt worden (vgl. S. 94, 95), ebenfalls, daß sie im Receptaculum seminis bewegungslos, wie agglutiniert, liegen.

Über die eigentliche Oogenese der Tardigraden liegen keine Beobachtungen vor. Die Gonade jugendlicher, frisch aus dem Ei geschlüpfter, wie auch bis fast zur Hälfte ihrer Größe herangewachsener Tiere ist von gleichartigen, runden Zellen erfüllt. Den auffallend großen Kern mit deutlichem Nucleolus umgibt eine relativ dünne Protoplasmaschicht ohne Dottereinschlüsse. Bei Freilandmaterial von *Hypsibius*

megalonyx [Wanda von Wenck's *Macrobiotus lacustris* Duj. wird von Thulin (184, p. 252) als *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *megalonyx* bezeichnet], dessen Weibchen 600—900 μ lang werden, war erst bei 380—400 μ langen Tieren eine Vergrößerung der Gonade deutlich erkennbar (186, p. 491). In meinen Kulturen sind beim Schlüpfen 100 μ lange *Hypsibius convergens*-Individuen im Laufe von 9 Monaten nur bis auf 225 μ herangewachsen und haben trotzdem normal entwickelte Eier abgelegt (vgl. S. 168—169). Die Zellen des Ovars bei halberwachsenen, unreifen Individuen behalten noch ihren einheitlichen Charakter, aber sie werden größer und in ihrem Plasma werden hellglänzende Fettpartikel aufgehäuft (vgl. Fig. 55). In späteren Stadien fallen einzelne Zellen innerhalb des Ovars durch ihre die übrigen übertreffende Größe auf, es sind das die Oocyten, für deren Wachstum die Mehrzahl der im Ovar befindlichen Zellen das Nährmaterial liefert. Die heranwachsenden Oocyten stoßen aneinander, platten sich dabei gegenseitig ab und dehnen allmählich das Ovar so mächtig aus, daß der Darm vollständig komprimiert wird. Ein bestimmter Bezirk des Ovars ist nach dieser Darstellung ebensowenig wie beim Hoden als Keimlager anzusprechen. Später freilich, wenn die Oocyten heranwachsen, drängen sie, besonders deutlich bei *Batillipes* (Fig. 52), oft aber auch bei *Macrobiotus*, kleine Zellen, bei denen noch keine Differenzierung in Keim- und Nährzellen zu erkennen ist, in den bzw. bei den Eutardigraden in die rostralen Zipfel des Ovars. Dort verbleibt dieser undifferenzierte Rest, während in der Wachstumszone, als welche man in diesem Stadium den übrigen Raum des Ovars wohl bezeichnen kann, die Oocyten sich von den Nährzellen differenzieren und auf deren Kosten wachsen.

Ei- und Nährfächer alternieren nicht regelmäßig; wohl zufällig entsteht in manchen Ovarien von *Macrobiotus*- und *Hypsibius*-Species eine ähnliche Anordnung (vgl. Fig. 67). Nach der Einheitlichkeit der das jugendliche Ovar erfüllenden Zellen zu urteilen, erfolgt die alimentäre Eibildung der Tardigraden als eine nutrimentäre durch abortive Eizellen. Diese Ernährung dürfte in Form einer allerdings sehr weitgehenden Substanzabgabe seitens der Nährzellen an die Oocyten vor sich gehen, denn nie finden sich in den Eizellen Kerne der Nährzellen, von denen freilich in der Wachstumszone, nachdem die Oocyten ablagereif geworden bzw. zu den Reifeteilungen übergegangen sind, kaum etwas übrigbleibt (Fig. 37). Die Membrana vitellina des Eies ist namentlich in Schrumpfungsbildern deutlich, wo sie irrtümlich für die Anlage der mit Fortsätzen versehenen Eischale gehalten worden ist (3, p. 271, tab. 15, fig. 13*b*). Die Angabe, daß die Eier von *Hypsibius megalonyx* hüllenlos abgelegt würden und erst nach Eindringen des Spermatozoons die Dotterhaut bildeten (186, p. 471—472), erscheint sehr zweifelhaft, da bei *Milnesium* und anderen ihre Eier in die alte

Cuticula ablegenden Tardigraden die Membrana vitellina, namentlich an Stellen, wo das Ooplasma geschrumpft ist, im Ovar nachweisbar ist. Sicher besitzen sämtliche bisher daraufhin untersuchten Tardigradeneier eine feste, cuticulare Schale, ein Chorion, das im Ovar entsteht. Da, wie bemerkt, gegen Ende der Wachstumsperiode die Nährzellen spärlich in dem von den Eizellen eingenommenen Raum des Ovars sind, kommt als Matrix für die sekundäre Eihülle nur das Ovarendothel in Betracht. In Ovarien, die mehrere mittelgroße und noch viele kleine Eizellen enthalten, finden sich bereits Veränderungen im Protoplasma der Ovarendothelzellen (Fig. 59, *oz*). Dieses ist den früheren Stadien gegenüber vermehrt und viel intensiver färbbar, vielleicht infolge Austritts von Nucleolarsubstanz in das Cytoplasma. Die Endothelzellen liegen der Oberfläche der größeren Oocyten dicht an, und die Randzone der Eizelle weist bei Arten mit skulpturierter Eischale in Flachschnitten kreisförmige, in Längs- und Querschnitten ziernagel-

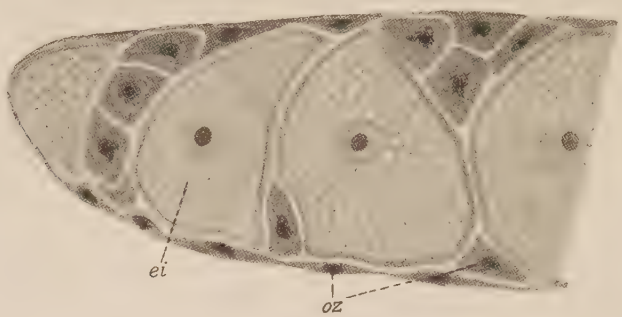


Fig. 67. Sagittalschnitt durch ein reifes Ovar von *Hypsibius convergens* im Stadium der Chorionbildung. Etwa 800 : 1. (Nach 80.)

artige, homogene Erhebungen auf, deren Zwischenräume das Protoplasma der Ovarendothelzellen vollständig ausfüllt. Freie Zellen innerhalb des Ovars umkleiden die nicht dem Ovarendothel anliegenden Flächen der Oocyte mit dem Chorion (Fig. 67). Diese, nach ihren großen, gelappten Kernen zu urteilen, in Sekretionstätigkeit befindlichen, zwischen den Oocyten gelegenen Zellen dürften vom Ovarendothel stammen, dessen Wachstum soeben beschrieben worden ist. Es erscheint nicht naheliegend, die freien, sekretionstätigen Zellen zwischen den Oocyten für Nährzellen zu halten, denn diese sind im reifen Ovar gerade dann weitgehend aufgezehrt, wenn die Ovarendothelzellen in eine Periode der Aktivität eintreten. Das Chorion, die Eischale der Tardigraden, ist im Ovar nur ganz selten zu erkennen (Fig. 1), da die Schale dort weich ist. Bei Eiern, deren Schale mit Hervorragungen, den sogenannten Ausschüssen (vgl. S. 104) versehen ist, treten diese innerhalb des Ovars gewöhnlich nicht hervor, weil die Oocyten einander gegenseitig drücken. Bei der Eiablage oder auch bei gewaltsamer Ent-

fernung ablagereifer Eier aus dem Ovar, etwa beim Ausquetschen der Eier aus dem legereifen Weibchen zu Zwecken der Speciesdetermination, runden sich die Eier ab, und die Ausschüsse der erhärtenden Schale richten sich auf.

Die Macula germinativa ist zur Zeit der Chorionbildung noch deutlich zu erkennen (Fig. 67), sie verschwindet in dem der Ausbildung der ersten Richtungsspindel vorausgehenden Synapsisstadium. Eine polare Differenzierung der isolecithalen Oocyten ist nicht zu erkennen, diese liegen vielmehr im Ovar oft unregelmäßig gegeneinander abgeplattet, und die Lage der Vesicula germinativa ist nicht fixiert. Das Ei zeigt eine Wabenstruktur mit fast farblosem, nach Osmiumsäurefixierung schwarzem Wabeninhalt; im Ooplasma der ablagereifen und abgelegten Oocyte finden sich oft einzelne homogene, unregelmäßig gerundete Dottereinschlüsse bis zur Größe des Keimbläschens. Durch besonders zahlreiche Deutoplasmaeinschlüsse ist das Ei von *Milnesium* stark granuliert (Fig. 83). Von carotin- (Echiniscen, *Milnesium*) und luteïn- (*Macrobiotus coronifer* u. a.) artigen Färbungen abgesehen, sehen die Eier der meisten Tardigraden infolge ihres dichten Plasmas in durchfallendem Licht grau aus, im auffallenden sind sie leuchtend weiß.

Im Kern der Oocyte werden nach Fertigstellung des Chorions die Chromosomen deutlich erkennbar. Bei *Macrobiotus hufelandii* sind 14 Chromosomen, bei *Hypsibius convergens* und *Macrobiotus harmsworthi* 12, bei anderen *Hypsibius*-Arten, z. B. *megalonyx*, 10 als diploide Zahl vorhanden. Fig. 68B zeigt die zwölf längsgespaltenen Chromosomen von *Hypsibius convergens*, die sich bald darauf, mit Ausbildung der ersten Richtungsspindel, in der typischen Weise zu sechs flämmchenförmigen Tetraden (Fig. 68C) anordnen. In diesem Stadium werden die Eier abgelegt.

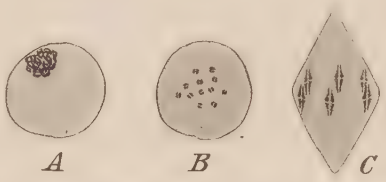


Fig. 68. Kerne der Oocyte I. Ordnung von *Hypsibius convergens*, A Synapsisstadium, B Chromosomenlängsspaltung, C Tetraden. Etwa 1000 : 1. (Nach 80.)

Bei der Eiablage der Tardigraden sind zwei Haupttypen zu unterscheiden, die Ablage glatter Eier während einer Häutung und die freier, mit Ausschüssen versehener. Der erste Modus findet sich bei den Species der Genera *Parechiniscus*, *Echiniscus*, *Pseudechiniscus*, den meisten Hypsibien und bei *Milnesium*. Das Weibchen beginnt mit der für jede normale Häutung (vgl. S. 171) charakteristischen Ausstoßung der Hartteile des Buccalapparates und deren Neubildung, es folgt die Ablösung der Cuticula des Körpers, in die hinein die Eier abgelegt werden, und schließlich verläßt das Muttertier die alte Cuticula, in der das Gelege zurückbleibt. Das normale Nachschleppen oder „Tragen“ des alten Hautsackes mit den Eiern bei manchen Species

und das pathologische Verbleiben des Weibchens bei den Eiern in der alten Cuticula wird später beschrieben (vgl. S. 161). Bei dem zweiten Modus, der Ablage freier, einzelner Eier, handelt es sich meist um Eier, deren Chorion mit Hervorragungen, den Ausschüssen, versehen ist; die mechanischen Bedingungen des Zustandekommens dieser Ausschüsse sind noch nicht bekannt. Es gibt eierbecherförmige, spitz- oder stumpf-konische, distal verzweigte, kuppelförmige, in feine Haare auslaufende und noch viele andersartig gestaltete Ausschüsse bei den verschiedenen Species, auch kann das Chorion eine polygonale Felderung (Areolation) aufweisen, wodurch eine Fülle von Charakteren entsteht, die bei der Artunterscheidung verwendet werden. Allerdings ist bei mehreren Species die Variationsbreite in der Form der Eiausschüsse nicht unerheblich, so bei *Macrobiotus richtersii* (Fig. 249 E, G), *Macrobiotus polaris* (Fig. 250 E, D), *Macrobiotus furciger* (Fig. 251 D—F), *Macrobiotus harmsworthi* (Fig. 258 E, F) und anderen, deren Eier nur unter Berücksichtigung dieser Variabilität zur Determination der Species herangezogen werden können. Bei *Macrobiotus hufelandii* gleichen die Eiausschüsse typischer Stücke umgekehrten Eierbechern mit einem basalen Perlenkranz, aber das Auftreten dieses letzten, wie auch die Länge des Mittelteils des Eierbechers oder die Form der distalen, zuweilen kronenartig ausgezackten Endscheibe zeigen eine erhebliche Variationsbreite. Die Ausschüsse sind zum Teil wohl so geformt, daß sie ein Festhaften der Eier zwischen dem Substrat, etwa Moosblättern oder Algenfaden, bewirken könnten; in der Literatur werden sie vielfach geradezu als Haftapparate bezeichnet (vgl. S. 160). Bei manchen Arten, wie *Echiniscoides sigismundi*, *Macrobiotus pullari* (vgl. Fig. 104, *5*) und *M. dispar* finden sich die Eier nicht so sehr einzeln zwischen dem Substrat, als vielmehr zu kleinen Haufen von je drei bis fünf Eiern vereinigt. Die Eier mit Ausschüssen sind charakteristisch für die Macrobioten, jedoch legen *Macrobiotus macronyx* und *M. rubens* glatte Eier in die Cuticula, und manchmal finden sich bei Arten, die gewöhnlich Eier mit Ausschüssen frei ablegen, dieselben Eier in die gehäutete Cuticula eingeschlossen. Der marine *Echiniscoides sigismundi*, eine zwischen *Enteromorpha* der Brandungszone lebende Art, und *Hypsibius antarcticus*, eine Moosform, legen glatte Eier frei ab, die des letzten sollen eine klebrige Oberfläche besitzen und an dem Substrat festhaften, was durch Carlzon bestätigt worden ist (17, p. 141). Eine Reihe von *Hypsibius*-Arten besitzt freie, einzeln abgelegte, mit Ausschüssen versehene Eier, so *Hypsibius oberhaeuseri*, *areolatus*, *hastatus*, *arcticus* und *fuhrmanni*. Von den folgenden marinen Gattungen *Batillipes*, *Tetrakentron*, *Bathyechiniscus*, *Halechiniscus* und der Moosform *Oreella* ist die Eiablage nicht bekannt; von dem ersten ist anzunehmen, daß er einzelne Eier frei ablegt (76, p. 537).

Die Form der frei abgelegten, mit Ausschüssen versehenen Eier ist im allgemeinen kugelig, die durchschnittliche Größe etwa 80 μ im Durchmesser, einschließlich der Ausschüsse; von den bei mehreren Arten der Gattung *Macrobiotus* vorkommenden ovalen, frei abgelegten Eiern ist das von *Macrobiotus coronifer* mit $176 \times 157\,\mu$, einschließlich der kurzen Ausschüsse, das größte. Fast kugelig sind auch die frei abgelegten, glatten Eier von *Echiniscoides sigismundi* ($65 \times 63\,\mu$) und von *Hypsibius antarcticus* ($80\,\mu$), sowie die mit Ausschüssen versehenen, frei abgelegten Eier der Hypsibien [bei *Hypsibius areolatus* im Durchmesser $200\,\mu$, einschließlich der Ausschüsse, ohne sie $100\,\mu$]. Die glatten, in die Cuticula abgelegten Eier der Echiniscen, Pseudechiniscen, des *Parechiniscus*, der meisten Hypsibien und des *Milnesium* haben meist die Form eines Ellipsoids, dessen lange Achse freilich oft nur wenig länger ist als die beiden untereinander gleich langen, kurzen Achsen. Die maximale Größe dieser Eier beträgt $133 \times 88\,\mu$ bei *Milnesium*, die minimale $42 \times 30\,\mu$ bei *Hypsibius indicus*. Die Größe der glattschaligen, in die alte Cuticula abgelegten Eier variiert bei derselben Species ganz erheblich; sie ist in der Regel proportional der Größe des Muttertieres und, von Hungergelegen abgesehen, meist ungekehrt proportional der Zahl der abgelegten Eier. Die frei abgelegten, mit Ausschüssen versehenen Eier sind in ihrer Größe bei derselben Species annähernd konstant, ihre Zahl ist, von Hungerzuständen abgesehen, im allgemeinen der Größe des Muttertieres proportional. Die Zahl der bei einer Eiablage produzierten Eier ist vom Ernährungszustand der Tiere abhängig; bei Hunger werden auch schon relativ weit herangewachsene Oocyten oder wenigstens deren Deutoplasma im Ovar resorbiert (126, p. 409). Normalerweise ist die Zahl der in die Cuticula abgelegten Eier bei den Hypsibien und bei *Milnesium* größer als bei den Echiniscen, doch kommen auch bei den ersten Hungergelege mit einem Ei vor. Als Maximum sind 30 in einem Gelege vereinigte Eier für *Hypsibius dujardini* angegeben worden, ebenso große Gelege fand ich bei *H. augusti*. Durchschnittlich finden sich bei Hypsibien und bei *Milnesium* 8—11, bei den Echiniscen und Pseudechiniscen 3—6 Eier in einem Gelege. Die Zahl der bei einer Ablage produzierten Eier für die Arten mit frei abgelegten Eiern anzugeben, ist deshalb schwer, weil man nur selten diese Eier auf oder in einem Substrat (Cladocerenschalen, Exuvien von Insektenbeinen, vgl. S. 162) vereinigt trifft (Fig. 69), vielmehr meist diese Eier nur einzeln aus dem zu untersuchenden Moos

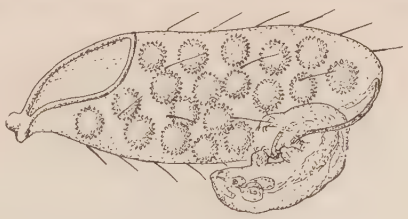


Fig. 69. *Hypsibius pullari*-♀ beim Verlassen einer Arthropoden-Femur-Exuvie, in die es seine Eier abgelegt hat. Nicht alle Eier stammen von demselben ♀. Etwa 80 : 1. (Nach 80.)

ausgeschwemmt findet. Da man bei den einigermaßen gehäuften Eiern nicht sagen kann, ob nicht mehrere der kleinen Haufen von demselben Weibchen stammen, wird man Angaben über die Zahl der Eier bei den Species mit frei abgelegten Eiern nur nach Versuchsergebnissen mit isolierten, also in Kulturen unter unnatürlichen Existenzbedingungen gehaltenen Weibchen oder nach dem Inhalt des Ovars legereifer Weibchen machen können. Man kommt dann zu maximal 15 gleichzeitig reifenden und auch bei derselben Eiablage produzierten Eiern. Bei *Batillipes* wurden bis zu 5, bei *Tetrakentron* 8, bei *Echiniscoides* 9 reife Eier im Ovar gefunden; ob diese Zahlen die Maxima für die betreffenden Formen geben, läßt sich nicht sagen.

Das Weibchen von *Macrobiotus macronyx* (68), *Hypsibius dujardini* (41) und *H. megalonyx* (186) liegt bei der Eiablage starr da, oft etwas dorsal eingekrümmt, bis das Ei aus dem Ovidukt in die Kloake tritt. Dann kontrahiert sich das Tier kräftig und drängt das Ei zur Kloakenöffnung hinaus. Beim Passieren der Ausführungswege werden die Eier zu wurst- oder biskuitförmigen Gebilden deformiert, nehmen aber ihre definitive, bei den genannten Species ellipsoide Form an, sobald sie abgelegt sind. Nach Ablage eines Eies folgt eine Ruhepause von etwa einer halben Minute Dauer; bei besonders schneller Ablage werden in 5 Minuten 15 Eier gelegt. Das Durchtreten des Eies dauert mehrere Sekunden, etwa 20—50; sobald das Ei zur Hälfte aus der Kloake herausragt, wird es mit einem kurzen, plötzlichen Ruck ausgepreßt. Es kommt vor, daß von beispielsweise fünf ablagereifen Eiern zunächst zwei mit etwa fünf Minuten Abstand gelegt werden, während die übrigen erst nach mehreren Stunden herauskommen. Die gesamten Lebensvorgänge sind jedoch in der natürlichen Umgebung der Tiere optisch unerreichbar, sodaß jede Lebendbeobachtung unter unnatürlichen Bedingungen angestellt werden muß, wie bei Besprechung der Haltung noch zu erörtern sein wird (vgl. S. 267, 270).

Die Eiablage der meisten Tardigraden ist zeitlich unabhängig von der Copulation. Diese ist bisher nur für drei Species, den *Hypsibius dujardini*, den *H. megalonyx* und den *H. nodosus* geschildert worden.

Bei *Hypsibius dujardini* und *megalonyx*, deren ♀♀ ein Gelege aus mehreren glattschaligen Eiern in die gehäutete Cuticula legen, findet eine äußere Befruchtung statt, die mit der Eiablage zeitlich zusammenfällt. Die ♂♂ dieser Species sind etwa halb so groß wie die ♀♀ (vgl. S. 110), und es sitzen oft mehrere, bis zu neun ♂♂ an einem ♀ (Fig. 70). Die ♂♂ pflegen die ♀♀ schon vor Beginn der Eiablage aufzusuchen, und sie verlassen das ♀ meist erst lange nach Beendigung des Legeaktes. Während dieser Zeit klammern sie sich mit ihren Vorderbeinen fest an das ♀ oder dessen abgestreifte Cuticula und bewegen ihre Stilette lebhaft gegen diese. Lebhaftes Vorstoßen und Zurückziehen der Stilette ist bei den Tardigraden freilich häufig und in jeder beliebigen Situation

zu beobachten. Die Ejakulation des Spermas erfolgt in die Kloakenöffnung der alten Cuticula und die nach innen anschließende gehäutete Rectalauskleidung hinein (41, p. 773—774); die Spermatozoenmassen sollen bei ihrer Wanderung zu den innerhalb der alten Cuticula befindlichen Eiern durch die intensiven Bewegungen des vorn noch in der alten Cuticula steckenden ♀ unterstützt werden. Nach der weiter unten mitgeteilten Beobachtung der Copulation von *Hypsibius nodosus* würde man den vorstehend beschriebenen Modus des Einbringens der Spermien in die alte Cuticula für wahrscheinlicher halten als die zweite Angabe (65, p. 723), nach der die ♂♂ von *Hypsibius dujardini* (oder *megalonyx*, Identifizierung unsicher) die alte Cuticula mittels ihrer Stilette anbohren und durch das so hergestellte Loch ihren Samen über die Eier ergießen. Wenn freilich mehrere ♂♂ auf einem ♀ sitzen,

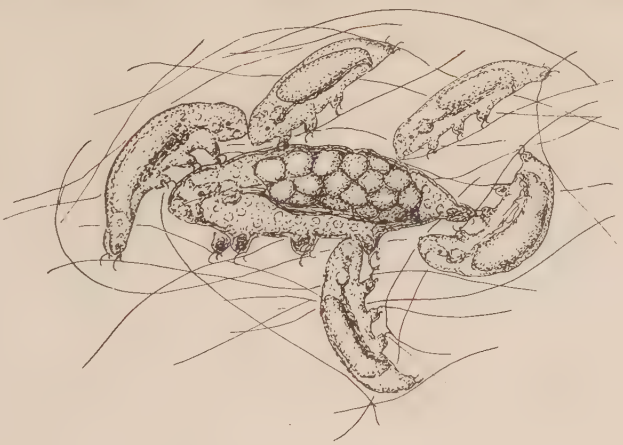


Fig. 70. *Hypsibius megalonyx*-♀ vor der Eiablage, an ihm fünf kopulationsbereite ♂♂. (Nach 186, verändert.)

könnten wohl die nicht gerade an dem alten Kloakenspalt des ♀ sitzenden ♂♂ durch eine erbohrte Öffnung ihren Detumescenztrieb zu befriedigen suchen. Daß erst nach dem Eindringen der Spermatozoen die „Eischale" bei *Hypsibius dujardini* und *H. megalonyx* gebildet wird (41, p. 774; 186, p. 472), ist wahrscheinlich nicht zutreffend, da bei anderen Arten mit glatten, in die alte Cuticula abgelegten Eiern das Chorion im Ovar secerniert wird, wie das durch Ausquetschen ablagereifer Oocyten aus dem Ovar des lebenden Weibchens zu erweisen ist (80, p. 343). Über die Membrana vitellina ist oben gesprochen worden (vgl. S. 101), sie scheint bereits im Ovar von der ablagereifen Oocyte gebildet zu werden.

Bei allen denjenigen Tardigraden, die ihre Eier auf dem Lande, einzeln und zu Gelegen vereinigt, ablegen, ist eine äußere Befruchtung nicht möglich, da bei ihnen den Spermatozoen nicht wie bei *Hypsibius*

dujardini ein wassererfüllter Raum für das Aufsuchen der Eier zur Verfügung steht. So wurde bei *Hypsibius nodosus* die Copulation ohne gleichzeitige oder unmittelbar anschließende Eiablage beobachtet. Das kleinere ♂ dieser Species (Länge etwa 300 μ) kletterte auf ein größeres ♀ (Länge etwa 400 μ), das sich in Häutung befand, und ergoß sein Sperma aus der Kloake in die Analöffnung der alten, bereits teilweise vom weiblichen Tier abgelösten Cuticula, die daraufhin von den etwa 80 μ langen Spermien wimmelte (Fig. 71). Die Eier befanden sich im Stadium der ersten Richtungsspindel. Zehn Minuten später waren nur noch wenige Spermatozoen innerhalb der alten Cuticula zu sehen, während innerhalb des Ovariums solche auftraten. Nach 24 Stunden hatte das Weibchen sich vollständig gehäutet und die alte Cuticula, ohne seine Eier abzulegen, verlassen. Auch bei anderen Arten wurden Spermatozoen innerhalb der Ovarien gefunden, und zwar in solchen, deren Oocyten noch in den Anfängen der Wachstums-

Fig. 71. *Hypsibius nodosus* bei der Copulation. Etwa 150 : 1. (Nach 80.)

periode standen. Nach einer älteren Beschreibung (164, p. 90) hängen ♂ und ♀ des *Hypsibius dujardini* bei der Copulation mit einander zugekehrten Bauchseiten, also im Situs obversus, aneinander. Das vierte Extremitätenpaar des ♂ stützt sich an der gehäuteten Cuticula des ♀, mit einem der vorderen Beinpaare hält sich das ♂ am ♀ fest und vollführt mit dem Körper und den übrigen Beinen die Copulationsbewegungen. Eiablagen bei *Hypsibius convergens* und *Hypsibius oberhaeuseri*, bei *Macrobiotus hufelandii*, *Macrobiotus harmsworthi* und anderen Species verliefen in Kulturen ohne Copulation. Daß in diesen Fällen keine Parthenogenese vorlag, konnte aus dem spätestens auf dem Stadium der zweiten Richtungsspindel in der Oocyte erkennbaren männlichen Pronucleus und dem Auftreten von Spermatozoen im unreifen Ovarium erschlossen werden. Die Spermatozoen wandern in das Ovar wie in das Receptaculum seminis, und die Copulation erfolgt schon bei Weibchen, deren Oocyten im Beginn der Wachstumsperiode stehen. Es sind noch offene Fragen, ob die Spermatozoen bis zum Stadium der ersten Richtungsspindel, wo sie auf Schnitten durch die im Ovar befindliche Oocyte

zu sehen sind, im Receptaculum seminis und im Ovar verbleiben oder schon früher in die Oocyte eintreten, ebenso, ob die Copulation immer mit einer Häutung verbunden ist oder auch durch Aneinanderlegen der Kloakenöffnungen stattfindet. Ein Begattungsorgan, wie früher angegeben wurde (50, p. 129), haben die bisher untersuchten Tardigradenmännchen nicht (78, p. 144). Unbekannt ist schließlich auch noch, ob nicht neben der Amphigonie mit Befruchtung auch Parthenogenesis bei den Tardigraden vorkommt, etwa bei *Milnesium*, *Echiniscus* und *Pseudechiniscus*, von denen die Männchen offenbar selten (vgl. S. 574) und erst in neuester Zeit gefunden und als solche erkannt worden sind (184, p. 222 bis 224 Anm., p. 228—229). Festgestellt ist für die Mehrzahl der Tardigraden, die Moosformen, eine innere Befruchtung und für *Hypsibius dujardini*, der im Wasser oder an feuchten Biotopen lebt (77, p. 331), dessen Spermatozoen also auch außerhalb des weiblichen Tieres ein flüssiges Medium zum Aufsuchen der Eier zur Verfügung steht, eine äußere Befruchtung, bei der das Spermatozoon in die im Stadium der ersten Richtungsspindel befindliche Oocyte eindringt. Der gleiche Befruchtungsmodus ist auch bei *Hypsibius megalonyx*, gleichfalls einer Wasserform, beobachtet worden. Für diese letzte Art ist auch gelegentliches Vorkommen von Polyspermie festgestellt worden (186, p. 472). Über das Schicksal der überbefruchteten Eier liegen keine Angaben vor. Bei *Macrobiotus dispar*, einer Art, die ihre mit Ausschüssen versehenen Eier zwar im Wasser, aber einzeln ablegt, fanden sich Spermatozoen im Ovar; die äußere Befruchtung scheint demnach auf diejenigen Species beschränkt zu sein, die im Wasser ihre Eier in die gehäutete Cuticula ablegen.

Das Festklammern auf dem Weibchen soll bei den Männchen von *Hypsibius dujardini* und *H. megalonyx* durch eine besonders stark ausgebildete Basis der größeren, äußeren (oder hinteren) Kralle am ersten Beinpaar (78, p. 112) unterstützt werden (65, p. 723). Ebenso wird die Ausbildung der Krallen am ersten Extremitätenpaar von *Milnesium*-♂♂ mit der Anklammerung bei der Copulation in Zusammenhang gebracht (184, p. 229, Anm.). Die Krallen sind hier deutlicher als bei den anderen Beinen vorwärts gerichtet und die Nebenäste (Basalkrallen oder Steighaken), die als grobe, einfache Haken ausgebildet sind, besitzen nur je einen kleinen Haken an den einander zugewandten Seiten (Fig. 72) (vgl. S. 574).

Fig. 72. Krallen eines ersten Beines des ♂ von *Milnesium tardigradum*. (Nach 184.)

An sekundären Sexualcharakteren ist außerdem ein in seiner Bedeutung unbekannter platter Zipfel an der Außenseite des vierten Beinpaares bei den Männchen von *Hypsibius oberhaeuseri* beschrieben worden (183, p. 35) (vgl. Fig. 347 A). Größenunterschiede zwischen ♂♂ und ♀♀, die bei *Hypsibius nodosus*

[♂ etwa 300 μ, ♀ etwa 400 μ] sowie bei *Hypsibius dujardini* und *H. megalonyx* [♀ 480—900 μ, ♂ halb so groß] beobachtet wurden (vgl. Fig. 70, 71), scheinen keineswegs die Regel zu sein; bei *Batillipes*, *Tetrakentron*, *Echiniscoides* und vielen Macrobioten wie Hypsibien sind beide Geschlechter von gleicher Größe; die ♂♂ von *Milnesium* sind viel kleiner (etwa bis 500 μ) als die ♀♀ (bis zu 1200 μ) (vgl. jedoch S. 574). Bei *Macrobiotus hufelandii* wurden in demselben Moos reife ♂♂ getroffen, die ebenso groß wie die ♀♀, und andere, die bis zu einem Drittel kleiner waren (77, p. 337). Für weitere Untersuchungen nach dieser Richtung sei bemerkt, daß ♂♂ wie ♀♀ geschlechtsreif werden können, bevor sie die für die betreffende Art angegebene Durchschnittsgröße erreicht haben, und daß überdies die Individuen einer Species an manchen Lokalitäten erheblich von der Durchschnittsgröße abweichen. Ob eine besonders schlanke Körpergestalt und Kleinheit des Buccalapparates, die Thulin bei einem ♂ von *Pseudechiniscus suillus* auffallend fand (184, p. 222—224 Anm.), als sekundäre Sexualcharaktere zu gelten haben, ist fraglich; derselbe Untersucher fand bei *Echiniscus oihonnae* keine Besonderheiten im Bau der ♂♂.

2. Furchung und Gastrulation

Der Reduktionsmodus der bisher untersuchten Tardigraden ist eine Postreduktionsteilung. Der Spermakern ist in der Oocyte zum ersten Mal im Stadium der senkrecht zur Eioberfläche gestellten ersten

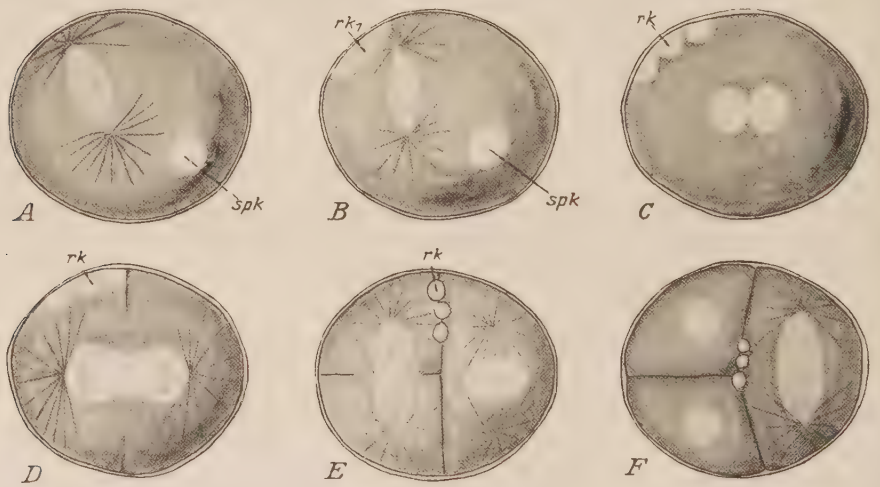


Fig. 73. Abgelegtes Ei von *Hypsibius nodosus*; total. A erste Richtungsspindel; B zweite Richtungsspindel, erster Richtungskörper (rk_1) in Teilung; C Verschmelzung der beiden Vorkerne; D erste Furchungsspindel; E Beginn der Ausbildung der zweiten Furche; F Drei-Zellenstadium. Etwa 750 : 1. (Nach 80.)

Richtungsspindel zu erkennen, er erscheint zunächst als ein nicht sehr intensiv färbbares homogenes Bläschen (Fig. 73A). Bei *Hypsibius dujardini* und *H. megalonyx* wurde eine regelmäßige Anordnung des

Spermakernes an dem einen, des weiblichen Vorkernes im Stadium der ersten Richtungsspindel an dem anderen Ende der langen Eiachse beschrieben (41, p. 774; 186, p. 472). Bei *Hypsibius convergens* und anderen Arten mit innerer Befruchtung läßt sich noch keine axiale Differenzierung der Oocyte erkennen, wenn die Besamung im Ovar erfolgt. Ob bei diesen, also den meisten Tardigraden, das Spermatozoon vielleicht schon vor Ausbildung des Chorions in die Oocyte eintritt, ist nicht zu entscheiden; zu sehen sind Spermakerne nicht vor dem Auftreten der ersten Richtungsspindel. Danach müßte man das Vorhandensein einer Mikropyle vermuten, obwohl auch die Möglichkeit besteht, daß das Chorion innerhalb des Ovars für das Spermatozoon durchdringbar bleibt. Bei *Hypsibius convergens* befindet sich im abgelegten Ei, etwa 30° von dem einen Ende der langen Eiachse entfernt, zunächst die erste Richtungsspindel, dann der erste Richtungskörper an der Eioberfläche und der Kern der Oocyte. Oft teilt sich bereits während der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers der erste (Fig. 73B). Die nächsten Stadien (Fig. 73C, D) zeigen den bis fast zur Eimitte gelangten Spermakern, sowie den von der Eioberfläche gleichfalls gegen die Eimitte hin rückenden weiblichen Vorkern und anschließend eine Prophase des ersten Furchungskernes. Die Chromosomen der Furchungszellen sind ganz allgemein länger und dünner als die der Oocyten.

Das Ei der Tardigraden ist holoblastisch, die Furchung also eine totale, und zwar adäquale. Die Bezeichnung der längeren Achse des *Hypsibius*-Eies als primäre Eiachse wäre durch den Ort der Richtungskörperentstehung wohl gerechtfertigt; man hätte dann die erste Furche des Eies als auf der primären Eiachse senkrecht stehend und die erste Teilungsebene als Äquatorebene zu bezeichnen (vgl. Fig. 74). Die zweite Furche, die auf der ersten senkrecht steht, wäre dann eine annähernd meridionale. Verbindet man die Mittelpunkte der bei Ausbildung der zweiten Furche entstehenden Brechungsfurchen, konstruiert also die in der ersten und zweiten Teilungsebene liegende kurze Achse des Eies, so erhält man die auf der primären Eiachse senkrecht stehende sogenannte „Furchungsachse“ (Fig. 75) (186, p. 476). Nach Ausbildung der ersten Furche werden die Richtungskörper von der Wölbung der Blastomeren in diese Vertiefung gedrängt (Fig. 73E); sie sind noch über den vierten Teilungsschritt hinaus an der Eioberfläche, aber innerhalb des Eies, zu sehen. Noch ehe die Gastrulation einsetzt, werden

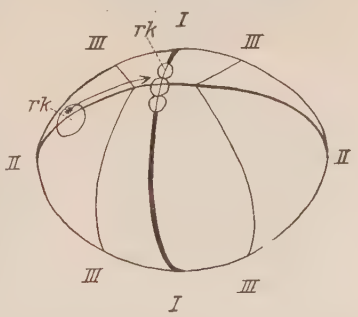


Fig. 74. Schema des Verlaufes der drei ersten Furchen (*I—III*). Der Pfeil bezeichnet die Wanderung der Richtungskörper (*rk*) vom Ort ihrer Entstehung zum Schnittpunkt der ersten beiden Furchen. (Nach 79.)

sie von den Blastomeren resorbiert. Teilungen zunächst des ersten, dann auch des zweiten Richtungskörpers führen zur Entstehung von bis zu sechs Tochterzellen, die schon im Achtzellenstadium des Eies ausgebildet sein können. Die Richtungskörper liegen entweder als Kette in der ersten Furche, oder sie legen sich an den Schnittpunkt der zweiten Furche mit der ersten, indem sie rechts und links der zweiten anliegen. Verzögerungen in der Wanderung einzelner Richtungskörper lassen sie zuweilen eine Kette bilden, die vom Ort der Richtungskörperentstehung nahe dem einen Ende der langen Eiachse bis zur ersten Furche reicht. Die erste Teilungsebene enthält den Ort der Richtungskörperentstehung nicht, ist vielmehr, soweit es bei äqualer Teilung möglich ist, maximal von diesem entfernt. Die Längsachse des Eies entspricht der rostrocaudalen Achse des Tieres, die erste Teilungsebene fällt also nicht in die Medianebene, sondern scheidet eine rostrale von

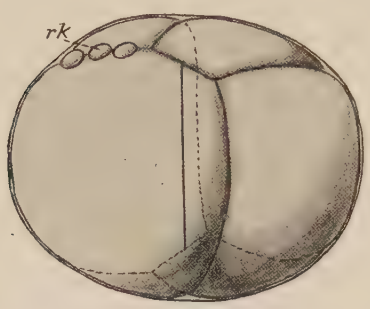


Fig. 75. Vierzellenstadium von *Hypsibius nodosus*, total. Etwa 1000 : 1. (Nach 80.)

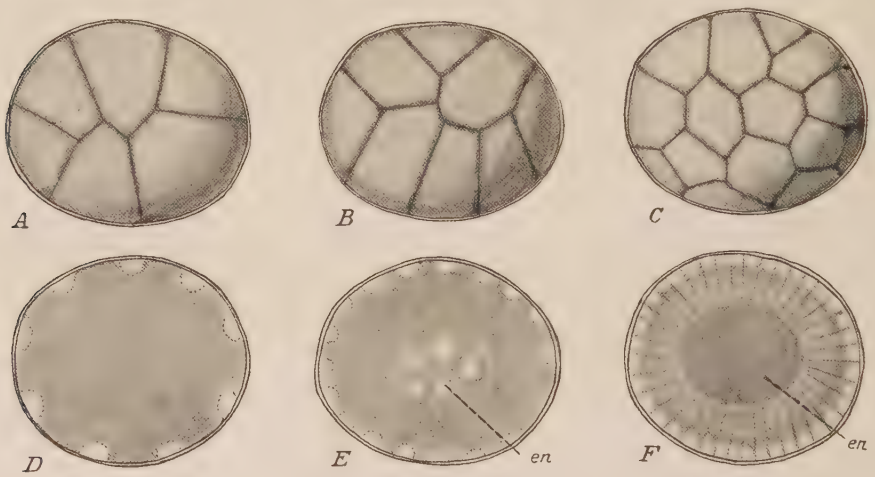


Fig. 76. A—F Ei von *Hypsibius convergens*, total. A Sechszellenstadium; B Achtzellenstadium; C Stadium von etwa 30 Zellen, bei Einstellung auf die Eioberfläche; D dasselbe Stadium bei Einstellung auf die Eimitte; E Embryo mit den primären Entodermzellen (*en*), Einstellung auf die Mitte des Keimes; F ebenso, etwas älteres Stadium. Etwa 750 : 1. (Nach 80.)

einer caudalen Hälfte. Da die kurzen Achsen isopol und gleich lang, also dorsoventrale und dextrosinistrale nicht zu unterscheiden sind, ist die Definition der anderen Ebenen des Körpers nicht möglich und ebensowenig eine Festlegung des Vorder- oder Hinterendes an einem der End-

punkte der isopolen Hauptachse. Schon beim zweiten Teilungsschritt tritt eine so ausgesprochene Phasendifferenz auf, daß Dreizellenstadien (Fig. 73F) und darauffolgende Fünfzellenstadien zustande kommen können. Während der auf die zweite Teilung folgenden Teilungsschritte ist es bereits nicht mehr möglich, das Schicksal der einzelnen Zellen zu verfolgen und die Lage der Furchen zu orientieren; Fig. 74 mit den Lagebeziehungen der drei ersten Furchen gibt lediglich ein Schema. In ihrem Streben nach der möglichst kleinen Oberfläche bilden die Blastomeren an allen Berührungsstellen miteinander Brechungsfurchen und verschieben sich gegeneinander. Sie bleiben dabei, von den durch die Phasendifferenz bedingten Unterschieden abgesehen, von annähernd gleicher Größe. Die Bilder des 3- (Fig. 73F), 4- (Fig. 75), 6- (Fig. 76A), und 8-Zellenstadiums (Fig. 76B) im Totalpräparat und des 8-, 15-, 50- und 98-Zellenstadiums (Fig. 77—80) in aufeinanderfolgenden Schnitten erläutern die totale, adäquale und irreguläre Furchung des Hyp-

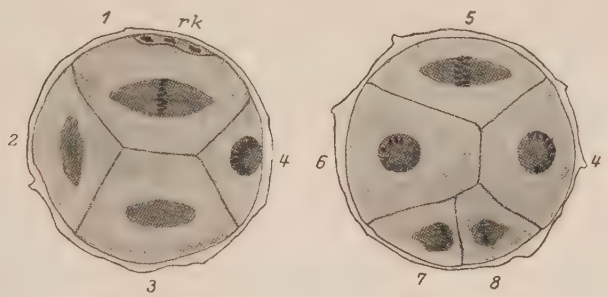


Fig. 77. Achtzellenstadium des *Hypsibius convergens*-Eies (vgl. Fig. 76B); Kombinationsbilder aus sechs Schnitten. Etwa 800 : 1. (Nach 80.)

sibieneies. Wenn die Richtungskörper unregelmäßig über die ganze Oberfläche des Eies verstreut sind, wie es manchmal vorkommt, so wird jede Orientierung des Eies unmöglich; die Bilder der Serien, in denen die Richtungskörper erkennbar sind, das sind in dem hier zugrunde gelegten Material die der ersten fünf Teilungsschritte, wurden so orientiert, daß die Richtungskörper oben annähernd median liegen (Fig. 77—79). Die Kerne der Blastomeren liegen etwa vom 8-Zellenstadium ab ziemlich dicht unter der Eioberfläche (Fig. 76D, 79), und die Längsachsen aller Furchungsspindeln liegen der Eioberfläche parallel, also paratangential, sodaß die neugebildeten Blastomeren sämtlich bis an die Eioberfläche reichen. Insofern sämtliche Teilungsebenen während der Furchung senkrecht zur Oberfläche des Eies liegen, also Antiklinen sind, kann man das Endstadium der Furchung des Tardigradeneies nicht als Morula (68, p. 224; 186, p. 483) bezeichnen, da eine solche durch frühzeitig auftretende Periklinen zustande kommt. Das Endstadium der Furchung ist eine Blastula; das häufig, aber nicht immer erkennbare, ganz kleine Blastocoel liegt central (Fig. 80). Da die Richtungskörper,

wenigstens bei der Furchung des Eies von *Hypsibius convergens* nach dem sechsten Teilungsschritt nicht mehr zu erkennen sind, ist es unmöglich, das spätere Vorder- oder Hinterende des Embryos im

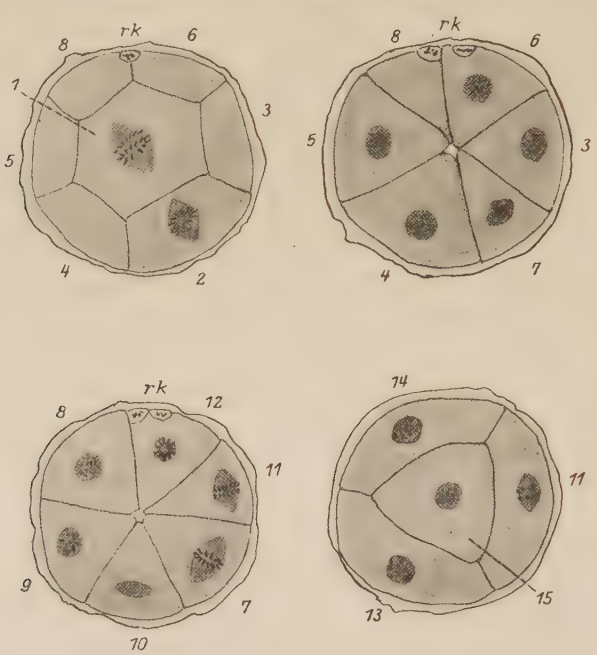


Fig. 78. Fünfzehnzellenstadium des *Hypsibius convergens*-Eies; Kombinationsbilder aus acht Schnitten. Etwa 800 : 1. (Nach 80.)

Blastulastadium zu erkennen. Von der geringfügigen Differenz in der Achsenlänge abgesehen, ist die fast als Sterroblastula zu bezeichnende Blastula der Tardigraden isotrop.

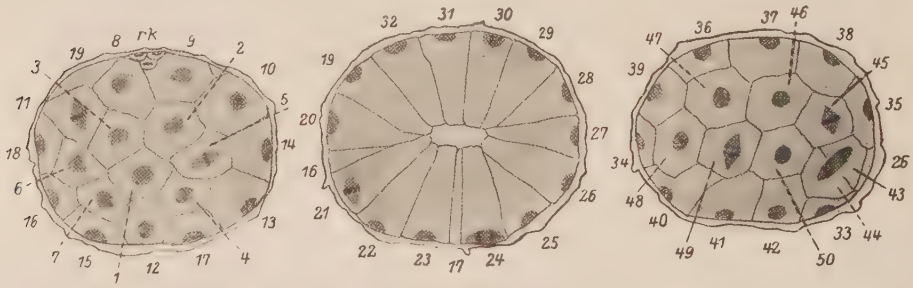


Fig. 79. Fünfzigzellenstadium des *Hypsibius convergens*-Eies (vgl. Fig. 76 C und 76 D); Kombinationsbilder aus sieben Schnitten. Etwa 800 : 1. (Nach 80.)

Das Auftreten radiär gestellter Spindeln, die zu paratangential gelegenen Teilungsebenen, zu Periklinen führen, kennzeichnet die Gastrulation. Diese tritt bei *Hypsibius megalonyx*-Embryonen früher auf als bei denen von *Hypsibius convergens*. Von Zählungen der

Blastomeren abgesehen, läßt sich das daran erkennen, daß die Blastula des *Hypsibius convergens* aus viel kleineren Zellen besteht, als die des *Hypsibius megalonyx*, wobei berücksichtigt ist, daß die absolute Zellgröße des Embryos der letzten Art die des Embryos der ersten übertrifft. Die Sonderung der beiden primären Keimblätter tritt bei *Hypsibius convergens*-Embryonen nicht vor dem 80-Zellenstadium auf, vielmehr ergab die Zählung der Kerne der entsprechenden Serien 90—100 Blastomeren. Demnach findet die Gastrulation bei *Hypsibius convergens* während des siebenten Teilungsschrittes statt, wogegen für *Hypsibius megalonyx* die sechste Teilung als Zeitpunkt des Beginns der Gastrulation angegeben wird. Bei diesen Festlegungen ist zu berücksichtigen, daß eine Gesetzmäßigkeit der Phasenverschiebung nicht nachzuweisen ist, sodaß etwa beim

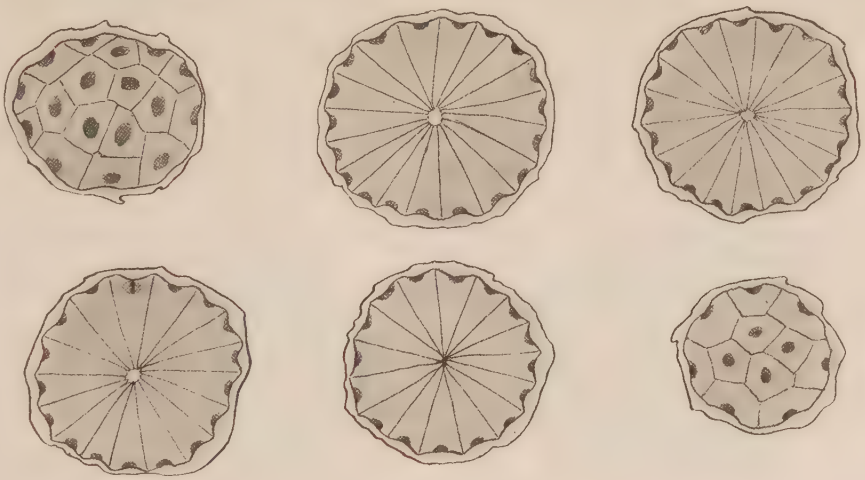


Fig. 80. Achtundneunzigzellenstadium des *Hypsibius convergens*-Eies; Kombinationsbilder aus neun Schnitten. Etwa 700 : 1. (Nach 80.)

siebenten Teilungsschritt einzelne Zellen noch in der Anaphase und Telophase des fünften, andere in beliebigen Stadien der sechsten Teilung sein können. Schnittbilder der Blastula zeigen die Blastomeren in der charakteristischen, durch radiale Teilungswände entstandenen Form hoher Pyramiden mit randständigen, der Eioberfläche fast anliegenden Kernen (Fig. 80).

Die Entodermbildung erfolgt bei den Tardigraden apolar, und die Gastrulation gehört zu dem Typus der coeloblastischen oder primären Delamination. Die mit ihrer Längsachse radiär gestellten Spindeln treten nur in ganz wenigen Blastomeren auf (Fig. 81), diese Spindeln führen zu Periklinen, und es werden Zellen abgeschnürt, die nirgends mehr die Oberfläche des Embryos berühren. In einer Serie wurden nie mehr als drei radiär gestellte Spindeln getroffen, meist nur zwei oder eine, und schon auf Stadien mit vier primären Entodermzellen

finden keine weiteren tangentialen Teilungen der Ektodermzellen statt. Das kleine Blastocoel wird von den sich teilenden Entodermzellen aus-

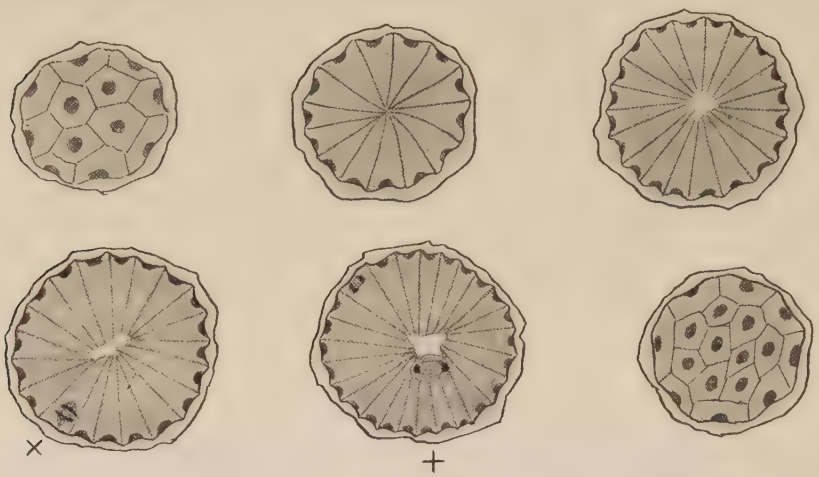


Fig. 81. Gastrula von *Hypsibius convergens*; bei × eine radiär gestellte, zur Abspaltung einer Entodermzelle führende Spindel, bei + Teilungsspindel einer primären Entodermzelle (vgl. Fig. 76 E). Etwa 700 : 1. (Nach 80.)

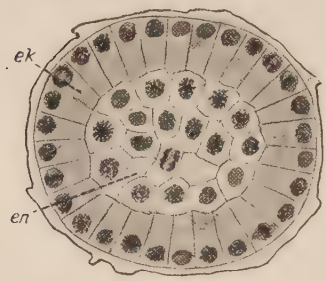


Fig. 82. *Hypsibius convergens*-Embryo im Medianschnitt. Stadium der vermehrten primären Entodermzellen (*en*) (vgl. Fig. 76 F). Etwa 800 : 1. (Nach 80.)

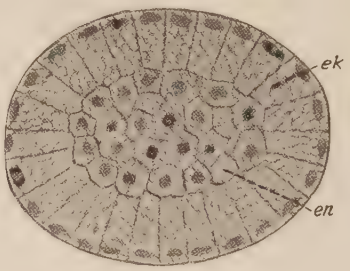


Fig. 83. Medianschnitt durch einen Embryo von *Milnesium tardigradum*, im gleichen Stadium wie Fig. 82. Etwa 500 : 1. (Nach 80.)

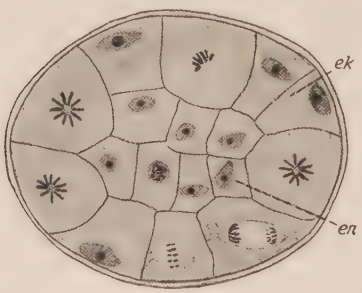


Fig. 84. Medianschnitt durch einen Embryo von *Echiniscus blumi*, im gleichen Stadium wie Fig. 82. Etwa 1000 : 1. (Nach 80.)

gefüllt; auf dem gleichen Entwicklungsstadium finden sich auch zahlreiche Mitosen mit tangential gestellten Spindeln in den Ektodermzellen, die durch diese Teilungen kleiner werden (Fig. 82). Die Zellen des primären Entoderms zeigen zunächst ein deutliches Abrundungsbestreben. Bei *Hypsibius convergens* sind sie fast nie, wie es für *Hypsibius megalonyx* beschrieben worden ist (186, p. 485), größer als die Ektodermzellen und

entsprechend ihren kontinuierlichen Teilungen deutlich färbbar. Die Zellgrenzen werden zuerst innerhalb des primären Entoderms, später auch in den anderen Keimblättern undeutlich.

3. Ausbildung von Urdarm, Proctodaeum und Stomodaeum

Wenn die Zahl der primären Entodermzellen auf etwa 50—60 angewachsen ist, wird in dem regellosen Haufen dieser Zellen eine Anordnung in einer längeren Achse erkennbar, die in die längere Achse der Sterrogastrula fällt, also der primären Eiachse entspricht. In dieser Richtung liegt auch die Längsausdehnung des im folgenden zwischen den primären Entodermzellen auftretenden Spaltes, der Urdarmhöhle (Fig. 85, *uh*). Eine Furchungshöhle erhält sich nicht, sondern die primären Entodermzellen liegen als Epithel den Ektodermzellen an. Während der Ausbildung des Urdarms treten Gestaltveränderungen am Embryo auf, und zwar zunächst eine Verlängerung der Längs- oder Hauptachse mit entsprechender Verkürzung der noch annähernd gleich langen, isopolen Nebenachsen. Es folgt eine Einkrümmung des Embryos in seiner Längsrichtung. Durch diese Einkrümmung wird die eine der beiden Nebenachsen des Embryos heteropol, und zwar ist es, wie die weitere Entwicklung zeigt, die dorsoventrale, und die Einkrümmung kennzeichnet die spätere Ventralseite. Etwas ventralwärts von dem einen Ende der Hauptachse senkt sich das Ektoderm ein. Diese Einsenkung ist die Anlage des Proctodaeums (Fig. 85, *pd*). Es wird also in diesem Stadium auch die Hauptachse heteropol, und der ganze Embryo läßt sich orientieren. Ein Blastoporus existiert nicht. Die am caudalen Körperende durch eine Einsenkung des Ektoderms zustande kommende Verbindung zwischen Ektoderm und primärem Entoderm bleibt während der gesamten Entwicklung bis zum fertigen Tier durchgängig. Der Enddarm ist demnach ektodermaler Herkunft.

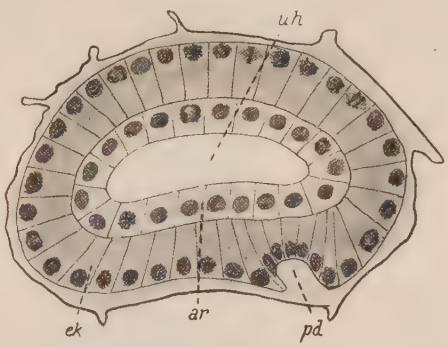


Fig. 85. Medianschnitt durch einen *Hypsibius convergens*-Embryo mit Archenteron (*ar*) und beginnender Proctodaeumeinstülpung (*pd*). Etwa 1000 : 1. (Nach 80.)

In der Folge verstärkt lebhafte Zellvermehrung im Ektoderm der Dorsalseite die ventrale Einkrümmung; namentlich das Hinterende wird durch die dem Rumpfektoderm innewohnende Wachstumstendenz nach vorn gedrückt. Der Urdarm zeigt in diesem Stadium einen vom Proctodaeum aus annähernd vertikal dorsalwärts, und einen gegen diesen fast rechtwinklig abgeknickten, horizontal, und zwar

rostralwärts verlaufenden Schenkel, worin allerdings noch keine Sonderung der Darmabschnitte liegt (vgl. Fig. 86). Eine primäre Leibeshöhle fehlt vollständig in den dorsomedianen, dorsolateralen und ventromedianen Partien des Keimes, während in den ventrolateralen das primäre Entoderm vom Ektoderm etwas abgehoben liegt, sodaß ein kanalartiger Spaltraum, ein Schizocoel, jederseits entsteht, das zunächst noch von dem der gegenüberliegenden Körperseite vollständig getrennt ist (Fig. 87, *sc*). Das Ektoderm zeigt, von den zahlreichen Mitosen der Dorsalseite abgesehen, zunächst noch keinerlei Differenzierungen. Solche treten erst in einem etwas späteren Stadium auf, und zwar am Vorderrand des Proctodaeums in der ganzen Breite des Keimes. Während die Kerne der kubischen Ektodermzellen im gesamten Embryo der Zelloberfläche fast anliegen, sind sie in der genannten

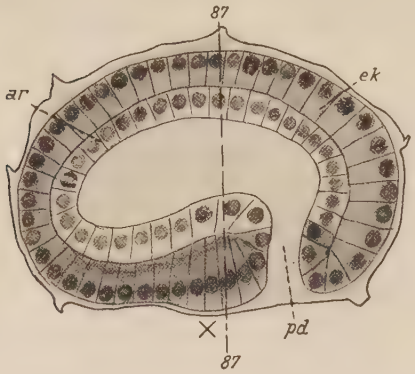


Fig. 86. Medianschnitt durch einen *Hypsibius convergens*-Embryo mit hergestellter Verbindung zwischen Urdarm (*ar*) und Proctodaeum (*pd*). Bei × die erhöhten Ektodermzellen (vgl. Text, S. 118). Etwa 1000 : 1. (Nach 80.)

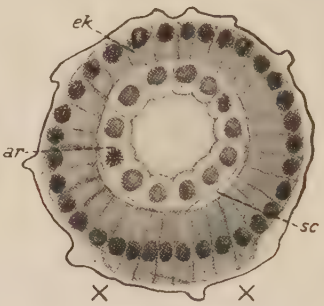


Fig. 87. Transversalschnitt durch das in Fig. 86 abgebildete Stadium. Etwa 1000 : 1. (Nach 80.)

Partie in die Mitte der hier hohen Zellen gerückt (Fig. 86, 87, ×). Aus dieser hochzelligen, präproctodaealen Partie entsteht das zwischen Mund- und Kloakenöffnung gelegene ventrale Rumpfektoderm, und von diesem wird, wie später beschrieben werden soll, das Suboesophagealganglion und die ventrale Ganglienkette abgespalten. Das Supraoesophagealganglion entsteht gleichzeitig und in lateralem Zusammenhang mit der ventralen Nervenkette (vgl. S. 125—126).

Vor der Ausbildung weiterer Differenzierungen streckt sich der Embryo in die Länge und krümmt sich ventral noch weiter ein, der Urdarm wächst rostralwärts aus und bildet dabei einen leicht ventralwärts gekrümmten Schenkel. Gegen diesen hin stülpt sich das hochzellige Ektoderm vom rostralen Rande des Proctodaeums her ein. Es wird dadurch eine ventrale Querfalte ausgebildet, die über die

ganze Breite des Embryos geht. Die rostrale Wand der Falte wölbt sich in rostraler und etwas schräg dorsaler Richtung besonders intensiv nach innen vor. Diese am weitesten rostralwärts gerichtete Ektodermeinstülpung stellt die Anlage des Stomodaeums dar (Fig. 88, *sd*). Die Grenze zwischen dem stomodaealen und dem ventral-epidermoidalen Zellenkomplex ist nicht sehr deutlich ausgesprochen. Die Verbindung zwischen Vorderdarm und Urdarm — dieser letzte ist als ein noch aus primärem Entoderm bestehender Darmteil in diesem Stadium nicht als Mitteldarm zu bezeichnen —, die Schlundpforte, tritt jetzt noch nicht

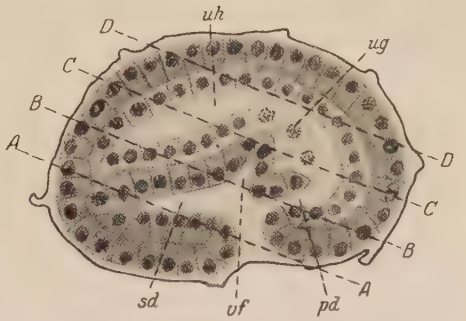


Fig. 88. Medianschnitt durch einen *Hypsibius megalonyx*-Embryo mit ventraler Querfalte (*vf*), Stomodaeumbildung (*sd*) und Urkeimzellen (*ug*). Für *A* bis *D* vgl. Fig. 89. Etwa 1000 : 1. (Nach 80.)

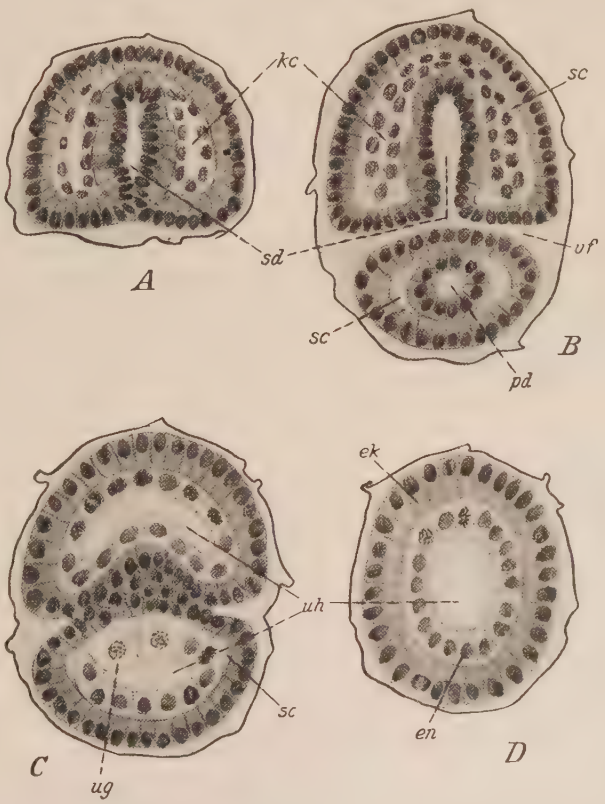


Fig. 89. A—D Frontalschnitte durch das in Fig. 88 abgebildete Stadium. A Stomodaeum (*sd*) und Kopfcoelomsäcke (*kc*). B Vorderkörper wie A, Hinterkörper mit Proctodaeum (*pd*). C vorderer und hinterer Urdarmschenkel (*uh*), der letzte mit den Urkeimzellen (*ug*). D dorsales Ektoderm (*ek*) und Entoderm (*en*). Etwa 1000 : 1. (Nach 80.)

auf. Die ins Innere verlagerten Ektodermmassen komprimieren das Lumen des Urdarms, namentlich in dessen rostralem Teil, wo schmale Divertikel, fast ohne Höhlung, rechts und links vom Urdarm durch die median eindringende Stomodaeumanlage nach den Seiten hingedrängt werden (Fig. 89B). Beide kurze Achsen des Embryos enthaltende sogenannte Querschnitte der caudalen Körperpartie zeigen zwei Schenkel des Urdarmes, den horizontalen und den gegen das Proctodaeum zu ventral- und schräg rostralwärts gekrümmten (vgl. den schrägen Frontalschnitt, Fig. 89C). Die Grenze zwischen Proctodaeum und entodermalem bzw. enterodermalem Darmabschnitt ist übrigens nur, solange die Verschmelzung noch nicht erfolgt ist, und später im fertigen Tier deutlich; die verschiedene Tönung der beiden primären Keimblätter in den beistehenden Abbildungen dient nur zur besseren Orientierung.

An der Ventralwand des Urdarms, an der Stelle des Überganges des horizontalen und des zum Proctodaeum führenden Darmschenkels, finden sich bei Embryonen des *Hypsibius convergens* etwas höhere Zellen. Die Zellen sind nur unerheblich anders gestaltet als die Entodermzellen. Bei *Hypsibius megalonyx* sind diese Zellen schon in den Serien mit vollendeter Einstülpung des Proctodaeums zu sehen (vgl. Fig. 88, *ug*) und auf dem Stadium, das der Fig. 86 entspricht, ganz deutlich von den Entodermzellen zu unterscheiden. Es sind große, runde Zellen mit glasigem Protoplasma. Wenn auch in Mitose befindliche Blastomeren und embryonale Zellen späterer Stadien bei den Tardigraden ganz allgemein größer aussehen, als ruhende, und die Zellen in Teilung ein mehr homogenes Plasma aufweisen, als nicht sich teilende, so sind doch die Besonderheiten der erwähnten Zellgruppe im ventrocaudalen Entoderm zu deutlich ausgesprochen und zu konstant, um nicht ein qualitatives Merkmal zu sein. Die Beschaffenheit dieser Zellen gleicht vollständig dem Charakter der noch nicht in Nähr- und Geschlechtszellen differenzierten Zellen in der jugendlichen Gonade. Es stellt die beschriebene Zellgruppe die Genitalzellenanlage dar. Die Urkeimzellen unterscheiden sich auch durch Chromatinmangel in den Kernen von den Körperzellen (vgl. Fig. 89C). Wie die Gastrulation bei *Hypsibius megalonyx* früher einsetzt, und die gesamte Organogenese schneller vor sich geht als bei *Hypsibius convergens*, so tritt auch die Sonderung der propagatorischen Zellen von den somatischen bei der ersten Art in einem jüngeren Entwicklungsstadium auf als bei der zweiten.

4. Entwicklung der Leibeshöhle und der Gonade

Die Vertiefung der ventralen Querfalte schreitet noch nach erfolgter Einstülpung des Stomodaeums fort, sodaß die äußeren Öffnungen von Stomodaeum und Proctodaeum einander gegenüber gelagert

werden (Fig. 90). Wie oben beschrieben, wird durch die Einstülpung des Stomodaeums der Urdarm an seinem rostralen Ende hufeisenförmig eingebogen, sodaß jederseits ein laterales Divertikel entsteht, das dorsocaudal zunächst noch mit dem Urdarm in Verbindung bleibt (Fig. 89B). Der Urdarm liegt in diesen und den nächstfolgenden Stadien vom ventralen Ektoderm etwas abgehoben, sodaß die ursprünglich voneinander getrennten, jederseits lateral gelegenen Schlitze zwischen lateraler Urdarmwand und lateralem Ektoderm der Körperwand, die Schizocoelräume, ventral in breite Verbindung miteinander kommen. In dieses Schizocoel hinein werden die Coelomsäcke gebildet. Die am Rostralende des Archenterons durch das Stomodaeum lateralwärts gedrängten Schenkel des Hufeisens sind die zuerst gebildeten Coelomsäcke (Fig. 91B, *kc*). Diese lateralen Säcke werden nicht rein mechanisch durch das eindringende Ektoderm vom Urdarm abgequetscht, sondern die Divertikelbildung ist ein vom primären Entoderm ausgehender, in lebhafter Zellteilung sich ausdrückender Abfaltungs-

Fig. 90. Ventralansicht eines Embryos von *Hypsibius convergens*, total, in dem in Fig. 88 und 89 abgebildeten Stadium. Etwa 600 : 1. (Nach 80.)

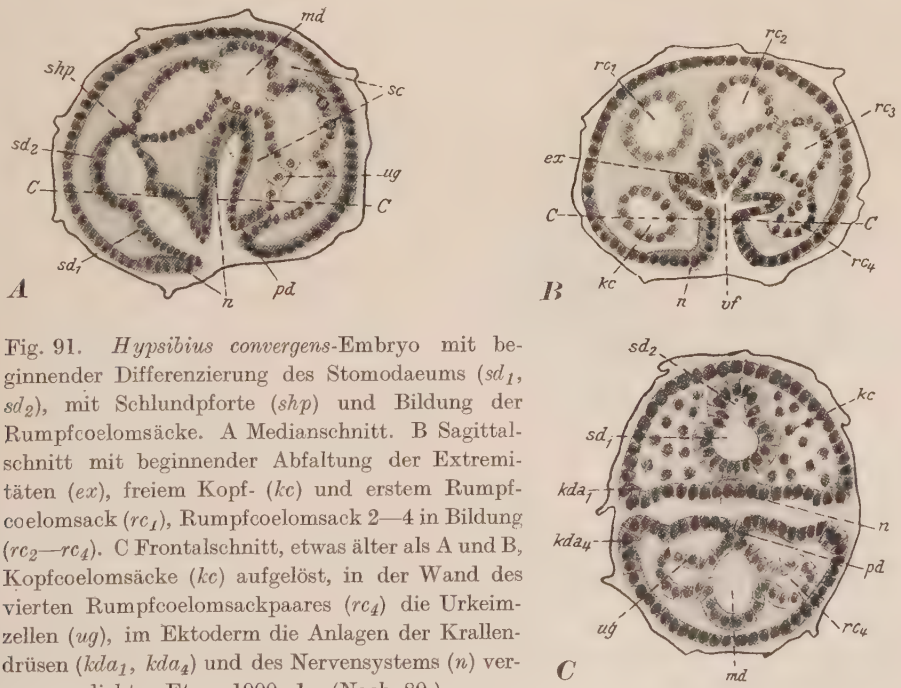


Fig. 91. *Hypsibius convergens*-Embryo mit beginnender Differenzierung des Stomodaeums (sd_1, sd_2), mit Schlundpforte (*shp*) und Bildung der Rumpfcoelomsäcke. A Medianschnitt. B Sagittalschnitt mit beginnender Abfaltung der Extremitäten (*ex*), freiem Kopf- (*kc*) und erstem Rumpfcoelomsack (rc_1), Rumpfcoelomsack 2—4 in Bildung (rc_2—rc_4). C Frontalschnitt, etwas älter als A und B, Kopfcoelomsäcke (*kc*) aufgelöst, in der Wand des vierten Rumpfcoelomsackpaares (rc_4) die Urkeimzellen (*ug*), im Ektoderm die Anlagen der Krallendrüsen (kda_1, kda_4) und des Nervensystems (*n*) verdickt. Etwa 1000 : 1. (Nach 80.)

prozeß (vgl. Fig. 89 B), und lediglich das seitliche Auseinanderweichen dieser Falten scheint durch das median eindringende Ektoderm ver-

ursacht zu sein. Zellteilungen in den dorsalen und lateralen Teilen der Divertikel, also Wachstumserscheinungen im somatischen Blatt des Mesoderms, liefern das noch nötige Material zur Herstellung geschlossener Coelomsäcke, die als Kopfcoelomsäcke zu bezeichnen sind.

Durch Abgabe der Kopfcoelomsäcke ist der Urdarm oder, wie man den rostralen Teil jetzt nennen kann, das Mesodaeum, rostral verkürzt worden, sodaß ein die Hauptachse und die dextrosinistrale Achse enthaltender, sogenannter Frontalschnitt durch den Vorderteil des eingekrümmten Embryos die Kopfcoelomsäcke zu beiden Seiten des Stomodaeums zeigt. Die Herstellung der Kommunikation des Stomodaeums mit dem entodermalen Darmanteil, die Ausbildung der Schlundpforte und die Ablösung der Kopfcoelomsäcke vom Rostralende des Urdarmes fallen zeitlich annähernd zusammen (Fig. 91 A, C). Außer den beiden Kopfcoelomsäcken entstehen noch vier weitere Paare, und zwar werden zunächst durch Zellvermehrung am Dach des Urdarms, also an dessen dorsaler Wand, vier Transversalfalten gebildet. Durch diese Falten werden die zwischen ihnen gelegenen Teile des Urdarmdaches, die im Hinblick auf die prospektive Bedeutung der Falten als intersegmentale Partien des Darmes bezeichnet werden können, in die Urdarmhöhle hinein, also ventralwärts gedrückt. Es wird dadurch an diesen Stellen die Wand des Urdarms vom Ektoderm abgehoben, und es kommt nun auch dorsal bzw. im vorderen und hinteren Körperabschnitt cephal und caudal eine Verbindung der ursprünglich lateral gelegenen, dann ventral miteinander kommunizierenden Schizocoelräume zustande. Die zunächst dorsolateral vom Urdarm ausgehende Divertikelbildung vertieft sich allmählich durch Einbeziehung auch rein lateral gelegener Teile der Urdarmwand, sodaß schließlich die beiden Coelomdivertikel jedes Segmentes symmetrische laterale Urdarmerweiterungen mit gleich großem dorsalen wie ventralen Anteil bilden (Fig. 92). Während der Abfaltung dieser als Rumpfcoelomsäcke bezeichneten Enterocoelsäcke, aber noch vor ihrer Abtrennung vom Darm, desaggregieren die Wandzellen der Kopfcoelomsäcke, ohne daß eine dorsale oder ventrale Verbindung beider aufgetreten wäre. Die definitive Abfaltung aller Rumpfcoelomsäcke erfolgt nicht gleichzeitig, sondern die vierten, die auch etwas später als die übrigen zu deutlichen

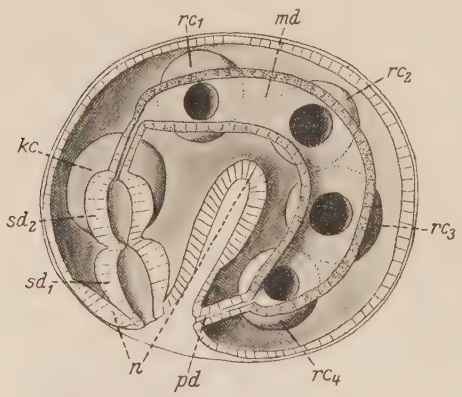


Fig. 92. Schema der rechten Körperhälfte eines *Hypsibius*-Embryos im Stadium der Bildung der Coelomsäcke. (Nach 80.)

Darmdivertikeln werden, bleiben am längsten in breiter Verbindung mit dem Mesenteron. In Schnitten, welche die vom Mitteldarm abgeschnürten Rumpfcoelomsäcke zeigen, sieht man, daß die besonders großen, oben als Urkeimzellen geschilderten Zellen (vgl. S. 120) der ventralen, caudalen Urdarmwand auf diesem Stadium nicht mehr an der Stelle ihres ersten erkennbaren Auftretens liegen, sondern in das splanchnische Blatt beider vierter Rumpfcoelomsäcke aufgenommen worden sind (Fig. 91C, *ug*).

Wie die Kopfcoelomsäcke, bleiben auch die drei ersten Rumpfcoelomsäcke nicht lange erhalten, sondern lösen sich, ohne eine vorherige Verbindung miteinander eingegangen zu sein, auf, bevor noch irgendein Organsystem des Embryos histologisch differenziert ist. Der Auflösung geht eine Auflockerung des Coelomepithels voraus, und etwa in den Anfangsstadien der Abspaltung der Anlage des Nervensystems trifft man die drei vorderen Coelomsackpaare mit teilweise noch zusammenhängenden, teilweise schon dissoziierten Wandzellen und daneben freie Mesodermzellen in der Leibeshöhle. In dem Maße wie bei fortschreitendem Zerfall der Coelomsackwände die Leibeshöhle mit vielen kleinen, rundlichen Zellen erfüllt wird, werden die Schnittbilder undeutlicher, da alle Zellen des Embryos annähernd gleich groß sind und sich gleichmäßig färben. Die Derivate der Coelomsackwände behalten ihren embryonalen Charakter noch bis etwa zu dem Stadium bei, in dem die Krallenbildung beginnt. Die ersten erkennbaren Differenzierungsprodukte dieser Mesenchymzellen sind die Speicherzellen, die bei gleicher Kerngröße bedeutend größer sind als die undifferenzierten Zellen und ein vakuolisiertes Plasma gegenüber dem homogenen der Coelomsackwandzellen aufweisen. Aus den letzten gehen außer den Speicherzellen auch die Muskelzellen des Körpers und der Extremitäten hervor. Die Muskelbildung erfolgt wahrscheinlich in der Weise, daß sich Mesenchymzellen dem Körperektoderm anlegen, nach zwei Seiten hin auswachsen und schließlich nur an den beiden Endpunkten, dem Muskelursprung und der Insertion, mit dem Ektoderm in Verbindung bleiben, in den mittleren Teilen dagegen sich vom Ektoderm lösen. Dadurch kommen die beim ausgebildeten Tier stets in einigem Abstand von der Epidermis verlaufenden Muskelzüge zustande. Muskelzellen und Speicherzellen zusammen sind an Zahl den embryonalen Coelomsackwandzellen der drei vorderen Coelomsackpaare weit unterlegen. Ob das seinen Grund in der Verschmelzung zahlreicher Coelomsackwandzellen zu einer Speicher- oder Muskelzelle oder in der Resorption vieler Coelomsackzellen hat, ist nicht zu entscheiden. Die Muskeln bestehen, sobald sie deutlich zu erkennen sind, und das ist erst kurz vor dem Ausschlüpfen, nur aus je einer Zelle. Bei *Hypsibius megalonyx* bleiben die Coelomsäcke noch weniger lange erhalten als bei *Hypsibius convergens*, die Entwicklung der ersten Art zeigt also auch in dieser Hinsicht eine Beschleunigung.

Das vierte Coelomsackpaar löst sich, wie aus Fig. 93 zu erkennen ist, nicht gleichzeitig mit den drei ersten Paaren auf. Wenngleich in den Zwischenstadien, in denen freie, mesodermale Elemente die Leibes-

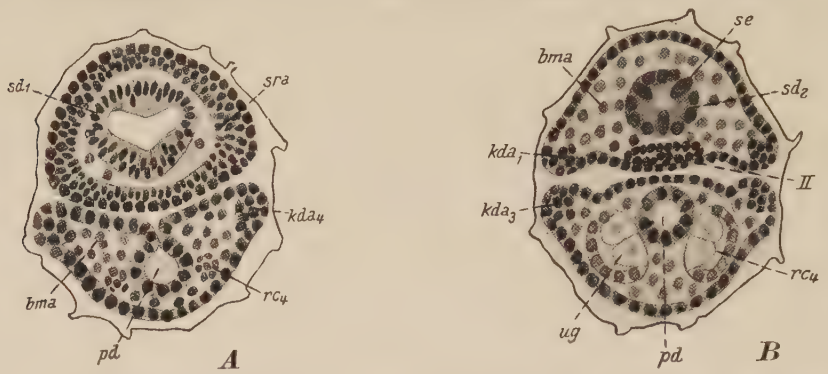


Fig. 93. Frontalschnitte durch einen *Hypsibius convergens*-Embryo mit Stomodaeum, aufgelöstem Kopf- und erstem bis drittem Rumpfcoelomsackpaar (*bma*) und Krallendrüsenanlagen (kda_1, kda_3, kda_4). A mit Munddrüsenanlage (sd_1), Proctodaeum (*pd*), Anlage des Schlundringes (*sr*α) und viertem Rumpfcoelomsackpaar angeschnitten. B etwas weiter dorsal als A, mit Differenzierung des Schlundkopfes (sd_2), erstem Bauchganglion (*II*) und viertem Rumpfcoelomsackpaar (rc_4) mit Urkeimzellen (*ug*). Etwa 1000 : 1. (Nach 80.)

höhle erfüllen, mit Darm und Nervensystem auch die beiden vierten Coelomsäcke nicht zu sehen waren, so besteht doch kein Zweifel, daß die vierten Coelomsäcke zur Gonade werden. Über die Aufnahme der

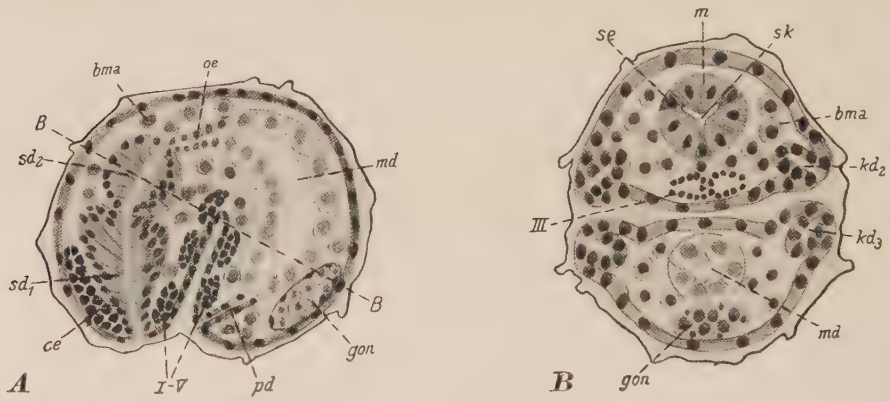


Fig. 94. *Hypsibius convergens*-Embryo. A Medianschnitt im Stadium der Differenzierung des Darmtraktus und des Nervensystems (*ce*, *I*, *V*) und mit dorsaler Gonade (*gon*). B Frontalschnitt mit fortgeschrittener Differenzierung des Schlundkopfes (*sk*) und Nervensystems (*III*), die Krallendrüsen (kd_2, kd_3) im Taschenstadium. Etwa 1000 : 1. (Nach 80.)

Urkeimzellen in das splanchnische Blatt war bereits gesprochen worden (vgl. S. 123). Fig. 94 A und B zeigen die bereits einheitliche Gonadenanlage (*gon*) dorsal vom Darm. Die bei fast fertigen noch viel deutlicher

als bei erwachsenen Tieren paarige Gonade mit ihren paarigen Ductus deferentes, bzw. Andeutungen paariger Ovidukte (vgl. S. 95), spricht für die Entstehung dieses Organs aus den beiden miteinander verschmelzenden Coelomsäcken. Querschnitte, wie sie Fig. 93B und 94B wiedergeben, mit Urkeimzellen in beiden vierten Coelomsäcken, berechtigen dazu, bei dem Befund einer einheitlichen Gonade mit paarigen Charakteren diese Gonade aus den beiden verschmolzenen vierten Coelomsäcken herzuleiten, auch wenn der Vorgang der Verschmelzung bisher nicht mit Präparaten belegt werden kann. Wie die ventrale Einkrümmung des Embryos auch sonst, etwa bei den Bauchganglien, Organe, die beim fertigen Tier hintereinander liegen, übereinander drückt, so liegt auch die Gonade während der späteren Embryonalstadien dem dorsalen Ektoderm fast an (Fig. 94). Währenddessen dürfte sich die Verbindung der Gonadenwand mit dem Körperektoderm ausbilden. Wenn nämlich beim ausgebildeten Tier die Gonade tiefer vom Ektoderm abgerückt ist, bleibt sie bei den Eutardigraden durch zwei, bei den daraufhin untersuchten Heterotardigraden (*Batillipes*, *Tetrakentron*, *Echiniscoides*, *Echiniscus* und *Pseudechiniscus*) durch ein kernloses Aufhängeband mit der dorsalen Epidermis in Verbindung. Bei der jugendlichen Gonade sind die Aufhängebänder weder kernlos, noch sind bei *Hypsibius* nur zwei vorhanden, sondern die Bänder gleichen vollständig den Muskelzellen, und es finden sich zwei dorsale und zwei laterale, von denen die ersten an längeren, die lateralen an kürzeren Zipfeln der Gonadenwand ansetzen (Fig. 60). Ovidukt und Ductus deferentes sind Coelomodukte mesodermaler Entstehung; sie wachsen von der Gonade ventralwärts aus, wenn diese dorsal liegt (Fig. 95). Wie oben erwähnt (vgl. S. 95), münden die Gonodukte bei den Heterotardigraden ventral und präanal, bei allen Eutardigraden in das Proctodaeum. Die Anlage des Receptaculum seminis, der Samentasche, zeigt der Medianschnitt eines Jungtieres kurz vor dem Ausschlüpfen (Fig. 95). Ein Lumen ist noch nicht vorhanden; die Entwicklung der in diesem Stadium mit 8 μ gemessenen Anlage ist noch nicht bekannt. Nach dem Charakter der Wandzellen des Receptaculum seminis bei erwachsenen Macrobioten und Hypsibien zu urteilen, ist es mesodermaler Herkunft, stammt also von einem der vierten Coelomsäcke und ist wohl dem Ovidukt der anderen Körperseite homolog (6, p. 650).

5. Entwicklung des Nervensystems, der Extremitäten und des Verdauungstractus

In den Stadien, in denen die Coelomsäcke des Kopfes sich aufzulösen beginnen, die Rumpfcoelomsäcke also noch nicht vom Mitteldarm abgetrennt sind, tritt die erste Anlage des Nervensystems auf (Fig. 91). Das Ektoderm wird cephal mehrschichtig und bildet eine dicke Platte, die Anlage des Oberschlundganglions. Mit dieser Anlage

von Anfang an in Zusammenhang stehen etwas schwächere, auf Frontalschnitten deutliche, laterale Ektodermverdickungen, welche die Anlagen der Schlundkommissuren darstellen (Fig. 93A), sowie eine an der vorderen Wand der ventralen Querfalte auftretende Ektodermverdickung, die Anlage des Unterschlundganglions. In der Medianlinie der ventralen Querfalte ist in Transversal- und Medianschnitten die Anlage der ventralen Ganglien zu erkennen, und zwar zunächst in Gestalt eines inneren Wulstes, der dem ganzen Verlauf des ventralen Ektoderms folgt und etwas vor der Öffnung des Proctodaeums verstreicht. Alle diese Ektodermverstärkungen sind der Ausdruck einer Mehrschichtigkeit des Epithels. In späteren Stadien, in denen die Rumpfcoelomsäcke bereits teilweise aufgelöst sind, ist die Trennung der ventralen Ganglienleiste vom Bauchektoderm erfolgt (Fig. 93B). Erst nach dieser Verlagerung ins Innere, die als Abspaltung vor sich geht, erkennt man eine segmentale Differenzierung der ventralen Ganglien aus der einheitlichen Anlage. Diese Differenzierung kommt dadurch zustande, daß der vom äußeren Ektoderm nach innen abgelöste Zellstrang an vier von vorn nach hinten aufeinander folgenden Stellen an seiner dem Körperinnern zugewandten Fläche lateralwärts, also in die Breite wächst. An diesen Stellen entsteht im Querschnitt die Figur eines T; der horizontale Balken repräsentiert die paarige Anlage des betreffenden Ganglions (Fig. 94B). Die in vier Paare von Zellklumpen differenzierten Ganglien liegen in Sagittalschnitten an der ventralen Querfalte so verteilt, daß das erste der rostralen Wand der Falte anliegt, das zweite an der Stelle liegt, wo die Falte am tiefsten in den Embryo einschneidet und das dritte und vierte an der caudalen Begrenzung der Falte (Fig. 95). Der paarige Aufbau jedes Ganglions aus zwei getrennten Zellhaufen ist in dem fast fertigen Embryo noch deutlich ausgeprägt (vgl. Fig. 94A, *III*). Ober- und Unterschlundganglion sind in keinem Stadium paarig gebaut. Das Gehirn wird nach erfolgter Abspaltung vielschichtig, und seine äußeren

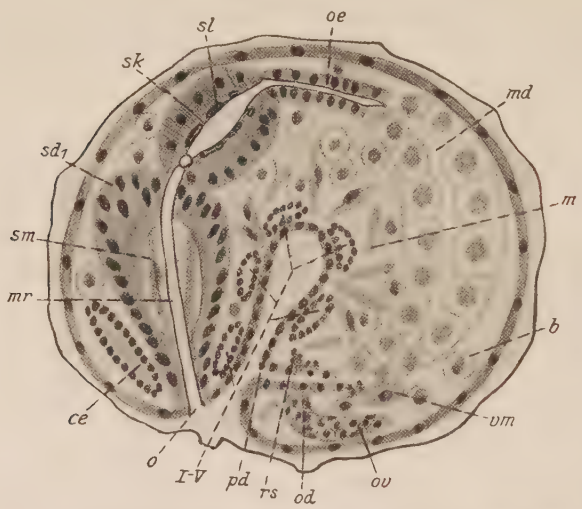


Fig. 95. Medianschnitt durch einen *Hypsibius megalonyx*-Embryo im Stadium der kurz vor dem Ausschlüpfen erfolgenden Stilettbildung. Etwa 1600 : 1. (Nach 80.)

und inneren Lappen wachsen in den späteren Embryonalstadien aus; erst auf den fertigen äußeren Lappen erkennt man die Pigmentbecher der Augen. Auch die histologische Differenzierung der übrigen Elemente des Nervensystems tritt erst nach dessen Trennung vom Ektoderm der Körperbedeckung auf, indem allmählich immer mehr kugelige, dunkle Kerne aus den zunächst indifferenten Kernen der embryonalen Zellen hervorgehen und sich in den späteren Entwicklungsstadien um das Neuropil herum anordnen.

Während der ersten Faltenbildung des primären Entoderms im Bereich des Rumpfes, also im Ausgangsstadium der Rumpfcoelomsäcke, führen Zellteilungen im lateralen Körperektoderm zu einer Oberflächenvergrößerung des Embryos, die in vier metamer angeordneten Transversalfalten zum Ausdruck kommt (Fig. 96). Wie die Zahl der Coelomsackwandzellen größer ist als die der mesodermalen Zellen im ausgebildeten Tier, so sind auch die Ektodermzellen der Körperbedeckung des Embryos zahlreicher als die fertigen Epidermiszellen. Zwischen den erwähnten Transversalfalten wird das Ektoderm vorgewölbt, und zwar von Anfang an ventrolateral am stärksten. Diese Vorwölbungen liegen segmental, das heißt in gleicher Transversalebene mit den Anlagen der Coelomsäcke, und bilden die Anlagen der Extremitäten. Wenn die Rumpfcoelomsäcke vom Mitteldarm abgefaltet sind, erstrecken sie sich in die Extremitätenanlagen hinein. Schon in diesem Stadium wird die Kuppe der Extremitätenvorwölbung mehrschichtig. Diese in das Lumen der Extremität hineinragende Zellanhäufung wird zur Extremitäten- oder Krallendrüse (Fig. 91C, 93). Nach erfolgter Auflösung der Coelomsäcke, in späteren Embryonalstadien, tritt in jeder Krallendrüse eine Vakuole auf (Fig. 94B), in die hinein die Krallen secerniert werden. Die Bildung der Krallen vollzieht sich in der Embryonalentwicklung genau in der gleichen Weise wie bei der Häutung (vgl. S. 34—35).

Fig. 96. Lateralansicht eines Embryos von *Hypsibius convergens* in dem in Fig. 91—94 abgebildeten Stadium. Etwa 600 : 1. (Nach 80.)

Die Entwicklung des Verdauungstractus war oben bis zu der während der Ablösung der Kopfcoelomsäcke vom Rostralende des Urdarms erfolgenden Ausbildung der Schlundpforte geschildert worden. Bald darauf tritt eine Differenzierung des Stomodaeums in zwei durch eine seichte Einschnürung getrennte, bulböse Hauptabschnitte auf, von denen der caudale durch eine kurze Röhre, die Anlage des Oesophagus, mit dem entodermalen Darmanteil in Verbindung steht (Fig. 91A). Der caudale Abschnitt selber stellt die Anlage des Schlundkopfes dar, der rostrale, als Speicheldrüsenabschnitt bezeichnete, liefert Speicheldrüsen, Mundhöhlenwand, Mundröhre, Stilette und Stilett-

muskulatur, und zwar geht die Differenzierung der genannten Organe in folgender Weise vor sich. Es verdickt sich die Wand zunächst des rostralen Teiles des Stomodaeums, und es kommt hier eine vermutlich nur scheinbare Mehrschichtigkeit dadurch zustande, daß die Kerne der sehr hohen Zellen in verschiedenen Ebenen liegen (Fig. 93A). Zentral weichen diese Zellen auseinander, wodurch eine recht große, fast runde Vakuole in der stumpf kegelförmigen Anlage entsteht (Fig. 95, sd_1). In dieser Vakuole tritt als Sekretionsprodukt der umgrenzenden Zellen die rein cuticulare Wand der Mundröhre auf, die zunächst ein ganz enges Lumen umgrenzt. Die Mundröhre nimmt dann noch innerhalb der Vakuole an Dicke der Wand und Weite des Lumens zu. Wenn die Mundröhre ihre definitive Größe erreicht hat, stülpen sich an ihrem rostralen Ende die Stilettscheiden aus, und an der Stelle, wo die Speicheldrüsenanlage mit dem Körperektoderm in Verbindung steht, werden die cuticularen Ringe der Mundhöhlenwand gebildet. Die Stilette werden nach Auftreten der Stilettscheiden in der Vakuole sichtbar, und gleichzeitig differenzieren sich die Stilettmuskeln (Fig. 95, *sm*) aus den embryonalen Zellen der Speicheldrüsenanlage. Jeder Stilettmuskel enthält einen Kern; es sind also echte Zellen, nicht cuticulare Bänder wie die Krallensehne (vgl. S. 30). Nach dem Ort der Entstehung innerhalb der Speicheldrüsenanlage, die auf allen Entwicklungsstufen scharf gegen die Kopfcoelomsäcke und deren Derivate abgegrenzt ist, müssen die Stilettmuskeln im Gegensatz zu den entomesodermalen Körper- und Extremitätenmuskeln als Organe ektodermaler Provenienz, als Differenzierungsprodukte embryonaler Stomodaeumzellen bezeichnet werden. Nach Fertigstellung des Buccalapparates rückt die einheitliche Speicheldrüsenanlage dorsolateralwärts auseinander, sodaß zwei Speicheldrüsen zustande kommen, die Vakuole mit der Leibeshöhle verschmilzt, und die in der Vakuole gebildeten Organe frei werden. Dann strecken sich die beiden Speicheldrüsen caudalwärts, bis ihr Caudalrand schließlich etwa bis zur Mitte des Oesophagus reicht. Während dieser Verlagerung tritt die Umbildung der embryonalen Zellen der Speicheldrüsenanlage zu den fertigen Speicheldrüsenzellen ein, deren rostral schmal ausgezogene Zellkörper den Ausführungsgang begrenzen und mit der oralen Epidermis in Verbindung bleiben. Die rostrale Lage der den Buccalapparat secernierenden, verkürzten Speicheldrüsen, sowie ihre caudale Verlagerung und Verlängerung nach erfolgter Herstellung der Mundteile ist in der Embryonalentwicklung die gleiche wie vor jeder Häutung im Simplexstadium (vgl. S. 172). Rein embryologische Vorgänge sind das Auftreten der Vakuole und namentlich die Bildung der Stilettmuskeln, die nur in der Ontogenese von den embryonalen Zellen der Speicheldrüsenanlage, nicht mehr von den differenzierten Speicheldrüsenzellen des fertigen Tieres während der Häutung gebildet werden.

Im caudalen Bulbus des Stomodaeums werden während der Bildung der cuticularen Teile des Buccalapparates innerhalb der Speicheldrüsenanlage die Zellen plasmareicher, höher und deutlicher färbbar (Fig. 93 B). Sie gehen dabei aus der ursprünglichen lockeren Anordnung um ein Lumen herum zur Bildung einer soliden Anlage mit wandständigen Kernen über. Der Querschnitt dieser Schlundkopfanlage zeigt bald eine Andeutung des dreistrahligen Baues des späteren Schlundkopfes, da bei drei einander gegenüberliegenden Zellreihen die Kerne mittelständig sind. Diese Reihen repräsentieren Epithelzellen des Schlundkopfes, von denen die cuticulare Auskleidung des im Querschnitt dreistrahligen Schlundkopflumens secerniert wird. Nachdem die Auskleidung des Schlundkopfes und seine Aussteifungen, die Stäbchen und Körner, von jenen Zellen gebildet worden sind, rücken deren Kerne wieder an die Außenwand des jetzt im zentralen Teil fertigen Schlundkopfes. Sie sind dann nur der Lage nach (78, p. 129ff.), nicht histologisch von den Muskelzellen des Schlundkopfes zu unterscheiden, bis in den letzten kurz vor dem Ausschlüpfen die radiären Fibrillen auftreten (Fig. 94 B, 95). Topographisch sind die Muskelzellen des Schlundkopfes echte Epithelmuskelzellen. Funktionell wird jedoch im Augenblick der ersten Differenzierung der embryonalen Zellen der Schlundkopfanlage nur ein Teil dieser Zellen zu Epithelzellen, und der andere Teil der embryonalen Schlundkopfzellen, die späteren Muskelzellen, sind an den Aufgaben der Epithelzellen nicht beteiligt.

Bald nach Abschnürung der Rumpfcoelomsäcke, und das ist gleichbedeutend mit der Auflösung der drei vorderen Paare, tritt die Differenzierung der Entodermzellen ein. Wie die Zahl der Epidermiszellen gegenüber denen der embryonalen Körperbedeckung und die der Speicher- und Muskelzellen gegenüber den Wandzellen der Coelomsäcke geringer ist, so ist auch die Zahl der etwa 40 Zellen des Mesodaeums im ausgebildeten Tier, bzw. im Stadium der erfolgten histologischen Differenzierung, viel kleiner als die der Enterodermzellen unmittelbar nach erfolgter Mesodermbildung. Die fertigen Mitteldarmzellen (Fig. 94) sind auch sehr viel größer als die embryonalen (Fig. 91 A), ihr Kern ist ein großes, helles Bläschen.

Die auf der Grenze von Mesodaeum und Proctodaeum kurz vor dem Ausschlüpfen erkennbaren Vasa malpighii (Fig. 95), deren exkretorische Funktion oben geschildert worden ist (vgl. S. 89), sind, wie das histologische Bild ihrer Anlage und namentlich ihres ausgebildeten Zustandes erkennen läßt, ektodermalen Ursprungs, da die Basalmembran ihrer Wandzellen wie bei den Enddarmzellen gegen das Darmlumen, nicht wie bei den enterodermalen Zellen gegen die Darmwand gerichtet ist.

III. Die Stellung der Tardigraden im System des Tierreichs

Da fossile Tardigraden nicht bekannt sind, muß der Versuch, die Verwandtschaftsbeziehungen der Gruppe zu anderen Tieren zu erkennen und danach die Stellung der Tardigraden im System festzulegen, von der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der recenten Formen ausgehen. Die in der älteren Literatur vertretenen Ansichten über die systematische Stellung sollen, soweit sie von Interesse sind, in dem der Geschichte der Tardigradenforschung gewidmeten Abschnitt erwähnt werden, während hier die neueren Ergebnisse in den Vordergrund gestellt seien.

Die Zugehörigkeit der Tardigraden zu den Metazoa, und zwar zu den Coelomata oder Bilateria, bedarf nach der gegebenen Charakteristik (vgl. S. 1) keiner Erörterung. Wer ein zoologisches System verwendet, das innerhalb der Metazoenstämme keine weitere Zusammenfassung vornimmt, kann den folgenden Abschnitt überschlagen, da er die Einordnung der Tardigrada in das System von Goette, Hatschek und Grobben behandelt.

Da ein Blastoporus bei der als coeloblastische Delamination erfolgenden Gastrulation der Tardigraden nicht vorkommt, also auch dessen Beziehung zur definitiven Mundöffnung nicht diskutiert werden kann, muß die Einordnung der Tardigraden bei den Bilateria protostomia auf Grund des ektodermalen Proctodaeums vorgenommen werden (vgl. Fig. 85, *pd*). Die ventrale Einkrümmung sowie die anschließende Ausbildung des Stomodaeums (vgl. Fig. 88) können mit der die Ventralseite kennzeichnenden Wanderung des Urmundes bei der Annelidentrochophora verglichen werden. Dort, wie bei den Tardigraden, ist es die Wachstumstendenz dorsocaudaler Ektodermzellen (die somatische Platte), welche, dort durch Verlagerung des Blastoporus, hier durch Ausbildung einer Transversalfalte, die Ventralseite bestimmt. Die apolare Entodermbildung der Tardigraden (Fig. 81) erlaubt es nicht, die erste und hier definitive Verbindung von primärem Entoderm und Ektoderm, die bei Einstülpung des Proctodaeums zustande kommt, dem Blastoporus der Trochophora in seiner ursprünglichen Lage gleichzusetzen. Ausgehend von dem Gedanken[1]), daß dotterarme Eier früh ihr primäres Entoderm entwickeln, erscheint die Ausbildung von Urdarm, Enddarm und After bei den Tardigraden als eine besonders stark abgekürzte Entwicklung. Die Blastoporusbildung ist unterdrückt und an der Stelle, wo der Blastoporus zuerst aufgetreten wäre, entsteht der After. Man wird im Hinblick auf die unzweifelhafte Protostomiernatur der Tardigraden die im vorstehenden

[1]) Claypole, Agnes M., Journ. Morph., vol. 14 (1898), p. 271.

verwendete Bezeichnung der Verbindung von Stomodaeum und Mesodaeum als Schlundpforte, im Sinne eines Blastoporusrestes, nicht beanstanden können.

Auch wer die Pleurogastrica oder Deuterostomia nicht als ein phylogenetisch-systematisch zusammengehöriges Phylum anerkennt, wird keinen der in dieser Gruppe vereinigten Stämme für verwandt mit den Tardigraden halten. Auch die Platyhelminthen, Entoprocten, Nemertinen, Mollusken und Tentaculaten sind niemals zu den Tardigraden in Beziehung gesetzt worden und können daher hier beiseite bleiben. Höchstens wäre auf die Entstehung des Mesoderms der Brachiopoden durch Abfaltung vom Entoderm, ähnlich wie bei den Tardigraden, hinzuweisen, aber auch bei den Hexapoden findet sich, wie später erörtert werden soll, die Enterocoelbildung angedeutet. Bei den Protostomiern oder Hypogastrica sind die von der typischen teloblastischen Mesodermstreifbildung aberranten Entstehungsweisen des Mesoderms so häufig, daß die Tardigraden keinesfalls auf Grund ihrer Enterocoelbildung von den übrigen Protostomiern getrennt werden dürfen.

Aschelminthen, Anneliden und Arthropoden sind die großen Gruppen, deren Beziehungen zu den Tardigraden zu prüfen sind. Zwischen Tardigraden und Nematoden finden sich einige anatomische Übereinstimmungen, so das Stomodaeum mit dem dreistrahligen Schlundkopflumen und den großen Speicheldrüsen (z. B. bei *Rhabditis*), der gestreckte Darmtractus ohne Mitteldarmdrüsen und der ventrale, präcaudale — bei den Tardigraden *Tetrakentron, Echiniscus* und *Pseudechiniscus* allerdings subterminale, bei den Trichotracheliden unter den Nematoden terminale — After. Eine nicht-chitinige Cuticula kommt den Nematoden (wie den übrigen Aschelminthen), Tardigraden und Anneliden zu, das Fehlen von Flimmerepithel den Nematoden, Tardigraden und Arthropoden. Die Ähnlichkeit zwischen den Enddarmdrüsen mancher Nematoden und den Vasa malpighii der Tardigraden[1]) ist nur sehr entfernter Art. Die Zellkonstanz in mehreren Organsystemen der Tardigraden ist der fast allgemeinen Zellkonstanz der Nematoden nicht genetisch homolog, sondern bei den Tardigraden treten in allen drei Keimblättern viel mehr Zellen auf als in den zugehörigen ausgebildeten Organen; die partielle Zellkonstanz der Tardigraden ist eine sekundäre Erscheinung. Vollständig verschieden sind bei Nematoden und Tardigraden: die Leibeshöhle, die bei den Nematoden ein auf das Blastocoel zurückführbares Pseudocoel ist, bei den Tardigraden durch Verschmelzung der Deuterocoelräume mit dem Schizocoel entsteht, das Mesoderm, das bei den Nematoden ein Ektomesoderm, bei den Tardigraden ein Entomesoderm ist, die metamere Segmentierung, die den Nematoden fehlt, den Tardigraden zu-

[1]) Martini, E., Verhdl. D. zool. Ges. 1913, p. 237.

kommt, die Muskulatur, die bei den Nematoden ein Hautmuskelschlauch, bei den Tardigraden in Spezialgruppen von Körper- und Extremitätenmuskeln aufgelöst ist, sowie die Extremitäten, die den Nematoden fehlen, den Tardigraden als ventralwärts gerichtete, den Körper tragende und bewegende, von den Rumpfsegmenten abgesetzte und mit Eigenmuskulatur versehene Organe zukommen. Die Körperbedeckung bei den Nematoden mit ihrem kernhaltigen, von Fibrillen durchzogenen Syncytium, der sogenannten Subcuticula, steht im Gegensatz zu der der Tardigraden, die ein oberflächlich gelegenes Epithel besitzen und sich auch noch als voll erwachsene Tiere häuten können. Ferner sind Nerven- und Exkretionssystem, Bau und Entwicklung der Gonade[1]) und die Entwicklung des Enddarms, der bei den Nematoden aus den Mesodermzellen beigemischten ektodermalen Elementen, bei den Tardigraden aus sich einstülpenden, echten Ektodermzellen, lange vor Ausbildung des Mesoderms gebildet wird, bei beiden Gruppen verschieden. Dasselbe gilt von der Lage des Mundes, die bei den Nematoden eine terminale, bei den Tardigraden eine subterminale oder ausgesprochen ventrale ist, schließlich auch von der Furchung und der Keimblätterbildung. Es bestehen nach alledem keine näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Nematoden und Tardigraden.

Die nahen Beziehungen der Gordiiden zu den Nematoden, die Heider dargelegt hat[2]), lassen eine Erörterung der Verwandtschaft zwischen Nematomorphen und Tardigraden überflüssig erscheinen; ebenso schließt die von Remane erwiesene Ähnlichkeit zwischen Gastrotrichen und Nematoden[3]) eine Zusammengehörigkeit von Gastrotrichen und Tardigraden aus, trotzdem einige Parallelen zwischen beiden Gruppen vor kurzem zusammengestellt wurden (76, p. 550 bis 552). Ob echte, das heißt genetische Homologien zwischen Gastrotrichen und Tardigraden bestehen, kann mangels Kenntnis der Gastrotrichenembryologie nicht entschieden werden. Wichtige Unterschiede zwischen Gastrotrichen und Tardigraden liegen in der Körperbedeckung und deren subcuticularem Epithel, dem Fehlen, bzw. Vorkommen metamerer Segmentierung und vom Rumpf abgesetzter, den Körper tragender und bewegender Extremitäten, in der somatischen und splanchnischen Muskulatur, im Nervensystem und den Exkretionsorganen.

Hinsichtlich der Segmentation ihrer Körperbedeckung, ihrer somatischen Muskulatur, die allerdings fast überall quergestreift ist, und des

[1]) Wenn die gesamte Gonade der Nematoden von der Zelle P_4 herzuleiten wäre, und wir P_4 mit 4 *d* der Anneliden homologisieren dürfen, so wäre über die Coelomanlage der Anneliden eine gedankliche Verknüpfung der Gonadenentwicklung bei Nematoden und Tardigraden möglich.

[2]) Sitz.-Ber. Preuß. Akad. Wissensch. (Phys.-math. Klasse) 1920, XXVI, p. 464—477.

[3]) Ztschr. Morph. Ökol., vol. 5 (1926), p. 723—732.

ventral besonders starken Nervensystems ähneln die Kinorhynchen von allen Aschelminthen den Tardigraden am meisten. Cuticulare Platten finden sich bei den Kinorhynchen wie den Echiniscoiden, das heißt denjenigen Tardigraden, die eine Reihe von ursprünglichen Merkmalen vereinigen; bei den Kinorhynchen liegt der After terminal, bei den Echiniscoiden subterminal; die bei Kinorhynchen paarige, bei den Echiniscoiden unpaare Geschlechtsöffnung liegt in beiden Gruppen getrennt vom After. Allerdings liegen die Gonaden bei den Kinorhynchen lateral und ventral, bei allen Tardigraden dorsal vom Darm; die lateralen Genitalöffnungen der Cyclorhagen und die Copulationsorgane der ♂♂, die bei allen Kinorhynchen vorkommen, sind ohne Parallele bei den Tardigraden. Ebenso liegt das Nervensystem der Kinorhynchen im subcuticularen Syncytium, bei den Tardigraden dagegen in allen Teilen deutlich von der hier epithelialen Epidermis getrennt. Der Pharynx der Kinorhynchen mit innerer Zellschicht und bei den Cyclorhagae mit rundlichem Lumen ist dem Tardigradenschlundkopf nicht ähnlich; das Exkretionssystem, der mit Hakenkränzen besetzte Kopf und die primäre Leibeshöhle trennen die auch von Zelinka[1]) bei den Aschelminthen eingeordneten Kinorhynchen von den Tardigraden.

Die Rotatorien, die hier nicht mit Martini und Nachtwey den Turbellarien genähert, sondern in der meistens üblichen Weise bei den Aschelminthen angeführt werden, haben außer entfernten Ähnlichkeiten in der Muskulatur keine Beziehungen zu den Tardigraden. Die Körperbedeckung und die Wimperkränze der Rotatorien, ihr Mastax und die Lage ihrer Speicheldrüsen, der bei den meisten Rädertieren bewimperte Mittel- und Enddarm, die Mitteldarmdrüsen, der dorsale Anus, das Nerven- und das Exkretionssystem, der Genitalapparat mit Dotterstock und dorsaler Mündung der Gonodukte, der Charakter der Leibeshöhle, die Furchung und die Keimblätterbildung, alles dies trennt die Rotatorien von den Tardigraden. In der teleskopartigen Einziehbarkeit mancher Körperpartien der Rädertiere kann man nicht mehr als eine rein äußerliche Ähnlichkeit mit den Extremitäten der Arthrotardigraden sehen (163, p. 51), auch der Kopf der Kinorhynchen und das Vorderende mancher Nematoden[2]) können eingezogen und ausgestülpt werden. Für einen Vergleich der in mehreren Organsystemen der Tardigraden vorhandenen Zellkonstanz mit der allgemeinen Zellkonstanz der Rotatorien gilt das bei den Nematoden über diesen Punkt Gesagte; auch bei der in ihrer systematischen Stellung umstrittenen Archianneliden-[3]) oder Enchytraeengattung[4]) *Parergodrilus*

[1]) Monographie der Echinodera, Leipzig 1928.

[2]) Steiner, G., Zool. Anz., vol. 50 (1919), p. 185.

[3]) Reisinger, E., Ztschr. Morph. Ökol., vol. 3 (1925), p. 206, 235; Zool. Anz. vol. 80 (1929), p. 12—20.

[4]) Meyer, A., Zool. Anz., vol. 72 (1927), p. 19ff.

tritt Zellkonstanz auf, die vermutlich noch weiter, als bisher bekannt, im Tierreich verbreitet ist.

Die Acanthocephalen sind echte Aschelminthen mit einer an die Rotatorien erinnernden Furchung.[1]) Aus ihrer gesamten Anatomie und Entwicklung erinnert an die Tardigraden nur, daß dort wie hier die Gonodukte die direkten Fortsetzungen der Gonade sind. Unsere Kenntnisse von den genetischen Beziehungen der Gonade der Acanthocephalen zu dem als Darmrudiment gedeuteten Ligament reichen noch nicht aus, um die Gonade dieser Gruppe als entomesodermal bezeichnen zu können und sie mit dem Coelom der Anneliden und der Gonade der Tardigraden zu homologisieren.

Als vielleicht zu den Aschelminthen gehörige Gruppe seien hier noch die Priapuliden angefügt, in deren Anatomie nur das Nervensystem an die Articulata und damit an die Tardigraden erinnert. Die Leibeshöhle der Priapuliden wird neuerdings als primäre Leibeshöhle aufgefaßt[2]), worin ein prinzipieller Gegensatz zu den Tardigraden liegen würde. Ob die Gonaden der Priapuliden sich auch, wie vielleicht die der Nematoden auf das Entomesoderm der Articulaten beziehen lassen, ist noch ungewiß. Die Gonodukte der Priapuliden sind denen der Acanthocephalen vergleichbar und damit tardigradenähnlich; die bei Priapuliden und Eutardigraden übereinstimmende Einmündung der Gonodukte in das Rectum ist bedeutungslos, da dieser Ausleitungsmodus der Geschlechtsprodukte für die Tardigraden etwas sekundäres gegenüber dem ursprünglichen ventralen, präanalen Gonoporus ist.

Als Resultat der bisherigen Erörterung der systematischen Stellung der Tardigraden ergibt sich, daß die Tardigraden nicht bei den Aschelminthen einzuordnen sind.

Undeterminierte Entwicklung, ohne Anklänge an den Spiraltypus der Furchung, Fehlen einer teloblastischen Mesodermstreifbildung und statt dessen Auftreten eines von Anfang an vielzelligen Mesoderms, das als Enterocoel gebildet wird, Zurücktreten des Ektomesoderms, Auflösung der Coelomwände und damit im Zusammenhang Auflösung des Hautmuskelschlauchs in gesonderte Spezialmuskeln und Muskelgruppen, Fehlen von Segmentalorganen und geschlossenem Blutgefäßsystem, das alles sind Tardigradencharaktere, die eine enge Beziehung der Tardigraden zu den Anneliden ausschließen. Ähnlichkeiten zwischen Tardigraden und Anneliden sind: die hier (77, p. 355), wie dort[3]) nicht chitinige Cuticula, ferner die teils cuticularen, teils verkalkten Sekretionsprodukte des Stomodaeums, deren cuticularer Anteil freilich bei den Anneliden chitinig, bei den Tardigraden nicht chitinig ist. Diese Stilette der Tardigraden und Kiefer der Anneliden werden nach Art

[1]) Meyer, A., Zool. Jahrb. (Abtlg. Anat.), vol. 50 (1928), p. 199ff.

[2]) id. ibid., p. 129.

[3]) Schulze, P., Ztschr. Morph. Ökol., vol. 2 (1924), p. 653.

einer Häutung abgestoßen und erneuert.[1]) Die echten Annelidencharaktere der Tardigraden wie Stomodaeum und Proctodaeum, Strickleiternervensystem, zur Genitalhöhle gewordenes Coelom, Metamerie und Entwicklung der wichtigsten Organanlagen an der Ventralseite gegenüber einer mehr sterilen dorsalen Partie des Embryos sind sämtlich auch Arthropodencharaktere. Wenn oben von einem Zurücktreten des Ektomesoderms bei den Tardigraden gesprochen wurde, so liegt dem der Gedanke zugrunde, daß die von Zellen des Stomodaeums abgeleiteten Stilettmuskeln (vgl. S. 129) vielleicht etwas dem mesenchymatischen larvalen Mesoblasten Vergleichbares darstellen könnten. Hierbei klingt auch die vielfach bei Formen mit Spiralfurchung erkennbare Beziehung des Ektomesoderms zu den Stomatoblasten an. Die bei den Tardigraden, etwa den Echiniscoiden, vorkommenden borstenartigen Körperanhänge sind keine echten, in die Epidermis eingesenkten Borsten, sondern direkte Fortsetzungen der Cuticula, also Stacheln. Nach Richters sollen marine Polychaeten und Meerestardigraden die Anneliden und Tardigraden verknüpfen (156, p. 40ff.), und er bezeichnet die Tardigradenextremitäten als Parapodien. Das ist aber schon physiologisch unrichtig, denn das Polychaetenparapodium ist für den durch seitliche Schlängelung des ganzen Körpers sich bewegenden Wurm von nur untergeordneter lokomotorischer Bedeutung, während die Tardigradenextremität den Körper trägt und fortbewegt. Eine Betrachtung von Richters' Borsten- und Krallenbildern (155, p. 92, 93), die noch durch die Hakenborste einer *Terebella* oder *Sabella* und die Kralle eines *Echiniscus* ergänzt werden könnten, erweist deutliche Ähnlichkeiten. Man darf aber nicht, wie Richters das tut, Zehe + Extremitätenendigung eines Arthrotardigraden mit der Polychaetenborste vergleichen, sondern nur Extremitätenendigung, also Haftlappen (*Batillipes*) oder Kralle (*Halechiniscus* u. a.) mit Polychaetenborste. Ein solcher Vergleich aber wird durchaus unspezifisch, und man kann dann die Extremitätenendigung der Tardigraden ebensogut mit jeder anderen Cuticularbildung in entsprechender Position bei beliebigen Tiergruppen vergleichen. Nur die Neubildung der Chaetopodenborste im Borstensäckchen und die Krallenbildung in der Extremitätendrüse ergibt eine allerdings nicht für die Einzelheiten der Bildungsweise geltende Ähnlichkeit. Die Zehen der Tardigraden sind im Grundplan ebenso gebaut wie die übrige Extremität, das heißt, es sind hohle Stäbchen. Die Extremität birgt in ihrem Inneren Krallendrüse und kurze Muskeln, hat außerdem eine an der Körperwand entspringende, im Bein inserierende Eigenmuskulatur, besitzt versteifte Partien und solche größerer Beweglichkeit und ist zwar nicht gegliedert, wie das Arthropodenbein, sondern

[1]) Heider, K., Ztschr. wissensch. Zool., vol. 125 (1925), p. 63, 72.

nur teleskopartig einziehbar, aber doch jedenfalls viel höher differenziert als das Parapodium und diesem keineswegs ähnlich. Die Ähnlichkeit im Habitus junger Polychaeten und Tardigraden hat zweifellos suggestiv auf Richters gewirkt (156, tab. 2, fig. 7; 155, p. 90). Dieselbe Ähnlichkeit, die namentlich durch cephale und caudale Körperanhänge bedingt ist, besteht übrigens auch zwischen Tardigraden, namentlich *Batillipes* und *Halechiniscus*, und vielen Gastrotricha Macrodasyoidea sowie Archianneliden, namentlich Nerilliden, aber auch Dinophiliden, wie *Diurodrilus*[1]) mit seinem an das vierte Beinpaar der Eutardigraden erinnernden gegabelten Schwanzlappen.

Über die habituellen Ähnlichkeiten hinaus scheinen die Archianneliden wenige Beziehungen zu den Tardigraden zu haben, höchstens wären ihre Rückbildungserscheinungen[2]) an den Coelomwänden und dem Gefäßsystem und die Sackgonaden mit ventral mündendem Gonodukt bei Nerilliden, Histriobdelliden und Dinophiliden hier zu nennen. Die Verbindung des Centralnervensystems mit dem Körperepithel, die segmentalen Wimperreifen und das ventrale Wimperfeld, die caudalen Klebeeinrichtungen, die männlichen Copulationsorgane bei Saccocirriden, Nerilliden, Histriobdelliden und Dinophiliden, der an die Rotatorien erinnernde Verdauungstractus mit dem ventralen Schlundsack, den Oesophagealdrüsen und dem dorsalen After bei den Archianneliden weisen nicht auf die Tardigraden hin.

Die ausführliche Erörterung Krumbach's über die systematische Stellung der Tardigraden (163, p. 50ff.) führt zu einer Wiederaufnahme der von Graff'schen Gruppe der Stelechopoda, die Myzostomiden, Linguatuliden und Tardigraden umfassen soll. Da die Myzostomiden, sei es als Familie der Polychaeten-Unterordnung Nereimorpha (Hatschek), sei es als besondere Chaetopoden-Ordnung Myzostomaria (Benham) zu den Anneliden, und zwar nahe zu den Polychaeten gehören, scheiden sie aus der zwischen Anneliden und Arthropoden eingeordneten Gruppe der Stelechopoda aus. Die weitgehenden Divergenzen zwischen Myzostomiden und Tardigraden hat bereits Plate (109, p. 546—547) aufgedeckt. Die als stammesgeschichtlich alt bezeichneten[3]), infolge ihres Parasitismus offenbar weitgehend modifizierten Linguatuliden sind in mancher Hinsicht den Tardigraden ähnlich. Sie sind segmentiert und besitzen bekrallte Stummelfüße, die freilich sowohl bei den erwachsenen Tieren wie bei den Larven einfacher gebaut sind als bei den Tardigraden und nicht wie bei den Tardigraden den Körper tragen. Bei den Primärlarven der Cephalobaeniden ist ein endständiges, nach hinten gerichtetes Paar von Fuß-

[1]) Remane, A., Zool. Anz., vol. 65 (1925), p. 15—16.

[2]) Heider, K., Sitz.-Ber. Preuß. Akad. Wissensch. (Phys.-math. Klasse) 1922, VI, p. 42.

[3]) Heymons, R., Handb. d. Zool. (Kükenthal-Krumbach), vol. 3 (1926), p. 123.

stummeln beschrieben worden; diese Stellung würde an die des vierten Beinpaares der Eutardigraden erinnern. Der außer bei *Sebekia* bei allen Pentastomiden gerade verlaufende Verdauungstractus besteht aus der etwas ventral vom Vorderende gelegenen Mundhöhle, dem Pharynx, Oesophagus, Mittel- und Enddarm. Mund und Pharynx funktionieren als Saugapparat; der Vorderdarm, einschließlich des Oesophagus, und der Enddarm sind cuticular ausgekleidet. Das paßt alles gut zu den Tardigraden, allerdings ist das Buccalgerüst der Pentastomiden nicht mit dem Buccalapparat der Tardigraden vergleichbar, auch der Saugmechanismus ist bei beiden Gruppen verschieden. Die terminale Lage des Afters der Linguatuliden zwischen dem gegabelten oder gekerbten Hinterende entspricht der Lage des Afters bei den primitiven Echiniscoiden zwischen der caudalen Doppelfalte. Wie bei den Tardigraden, freilich auch bei den Nematoden, herrscht bei den Pentastomiden ein bedeutender Binnendruck. Das Nervensystem der Linguatuliden läßt den Grundplan eines Oberschlundganglions mit strickleiterförmigem Bauchmark erkennen. Hinsichtlich der Gonaden wäre wohl nur deren dorsale Lage und ventrale Ausmündung mit den Tardigraden vergleichbar; einem Vergleich im einzelnen steht für das weibliche Geschlecht der lange Uterus entgegen, in dem die ungeheure Menge von Nachkommen bei diesen ovo-viviparen Parasiten ausgebildet wird. Auch die Eibildung ist in beiden Gruppen weitgehend verschieden. Bei den Männchen der Zungenwürmer ziehen die Ductus deferentes, im Gegensatz zu denen der Tardigraden, rostralwärts und münden in einen komplizierten Copulationsapparat, der den Tardigraden fehlt. Deutliche Verschiedenheiten zwischen beiden Gruppen ergeben ferner die chitinige Cuticula der Linguatuliden[1]), ihre Hautdrüsen, ihr Hautmuskelschlauch und die gesamte übrige Muskulatur, die überdies durchweg quergestreift ist, und ihre Leibeshöhle mit häutig-bindegewebigem Darmaufhängeband. Ob die Parietalzellen in der Leibeshöhle der Pentastomiden mit den Speicherzellen der Tardigraden vergleichbar sind, ist nicht zu entscheiden, da Herkunft und Funktion der Parietalzellen unbekannt sind. Die Kopfdrüsen der Linguatuliden sind durchaus anders gebaut als die etwa mit ihnen vergleichbaren Speicheldrüsen der Tardigraden; auch die Hakendrüsen können kaum mit den Krallendrüsen verglichen werden. Die Parietaldrüsen der Linguatuliden bleiben ohne jede Parallele bei den Tardigraden, auch fehlen den Pentastomiden die Vasa malpighii. Ehe nicht genetische Homologien festgestellt sind, kann trotz der nicht unerheblichen vergleichend-anatomischen Übereinstimmungen beider Gruppen ihre Zusammenfassung nicht befürwortet werden.

Im Hinblick auf die obengenannten Articulatencharaktere, die Anneliden, Arthropoden und Tardigraden gemeinsam sind, und die

[1]) Schulze, P., Ztschr. Morph. Ökol., vol. 2 (1924), p. 654.

Beziehungen zwischen Linguatuliden und Tardigraden, könnte man sich damit begnügen, die Tardigraden zwischen Anneliden und Arthropoden einzuordnen, wie das Heymons mit den Linguatuliden, deren Embryologie noch unbekannt ist, vorsichtig abwartend getan hat. Mir scheinen indessen unsere Kenntnisse von der Anatomie und Ontogenie der Tardigraden für eine genauere Fixierung ihrer systematischen Stellung ausreichend zu sein.

Zu den angeführten Articulatencharakteren kommt noch eine Reihe von Merkmalen, die in dieser Kombination nur den Tardigraden und Arthropoden zukommen. Es sind das die undeterminierte Furchung, das Vorherrschen des Entomesoderms, das von Anfang an vielzellig ist und durch interstitielles Wachstum, nicht durch teloblastische Hinzubildung von Zellen wächst, der provisorische Charakter der Coelomsäcke und entsprechende Zusammensetzung der definitiven Leibeshöhle aus Schizocoel plus Coelom, die Rückbildung des Blutgefäßsystems, die Spezialmuskeln und Muskelgruppen statt eines Hautmuskelschlauchs, die splanchnische Muskulatur, die in der Anlage paarigen Keimdrüsen, welche gegen die Leibeshöhle hin geschlossene Säcke sind, die heteronome Metamerie, die Enddarmdivertikel als Exkretionsorgane, die Cuticularisierung der Körperoberfläche und infolgedessen das Wachstum durch Häutung und das Fehlen von Flimmerepithel. Lediglich die nicht-chitinige Cuticula der Tardigraden paßt nicht zu den Arthropoden, da aber in allen übrigen Charakteren der Tardigraden ihre Zugehörigkeit zu den Arthropoden zum Ausdruck kommt, kann die chemische Zusammensetzung der Cuticula nicht eine Einordnung der Tardigraden bei den Arthropoden hindern.

Innerhalb der Arthropoda kommen die Krebse mit Spaltfuß und Nauplius, mit ihrer Unterdrückung der Coelomsäcke in der Entwicklung, ihrem meist unregelmäßig angeordneten Mesoderm, der Hautduplikatur in der dorsalen und lateralen Maxillarregion, mit ihren modifizierten Nephridien und den Hepatopankreasschläuchen nicht für eine nähere Verwandtschaft der Tardigraden in Betracht. Höchstens zeigen viele Krebse, wie innerhalb des Arthropodenstammes bei nicht superficieller Furchung ein der Tardigradenblastula ähnliches Endstadium der Furchung zustande kommt. Aber es gibt auch andere Arthropoden mit kleinen, dotterarmen, isolecithalen Eiern, die nach adäqualer Furchung eine holoblastische Keimbildung besitzen.[1]) Entsprechend der relativ geringen Dottermenge besitzen in der Tardigradenblastula die peripher gelegenen Furchungskerne noch die Möglichkeit, die Dotterpartien, das heißt die nach dem Blastula-Innern sich erstreckenden Teile der prismatischen Blastomeren zu beherrschen, sodaß echte

[1]) Korschelt, E. und Heider, K., Lehrb. vergl. Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Thiere, Allg. Theil (Heider, K.), 3. Lfg. (1909), p. 120—121.

Zellgrenzen, nicht bloß strahlig radiär angeordnete Dottersubstanzen bis ins Zentrum der Blastula sich fortsetzen.

Als Cheliceratencharaktere, die einer Einordnung der Tardigraden unter die Arachnomorphen oder spinnenähnlichen Tiere entgegenstehen, sind zu nennen: die mesodermalen, den Nephridien homologen Coxaldrüsen, die entodermalen Vasa malpighii, die in der Entwicklung relativ lange Zeit sich erhaltenden Coelomsäcke, die hepatopankreatischen Mitteldarmdrüsen und die Neigung der Gonaden zur Ring-, Netz- oder Anastomosenbildung. Die discoidale Furchung und das hochentwickelte Blutgefäßsystem der Skorpione, das Auftreten der Cumuli in der Entwicklung der Spinnen, und die bei ihnen zunächst kontinuierliche, später in zwei Streifen zerfallende Mesodermanlage, die Darmblindsäcke, die Konzentration des Nervensystems bei Spinnen und Milben und die bei beiden spät auftretende Sonderung der Genitalzellen, schließlich auch die Aufeinanderfolge mehrerer Larven- und Puppenstadien in der Entwicklung der anatomisch sekundär vereinfachten Milben, alles das sind Besonderheiten der spinnenähnlichen Tiere, welche der Einreihung der Tardigraden in diese Gruppe entgegenstehen. Die rein äußerliche Ähnlichkeit zwischen Tardigraden und Milben, die auf der bei beiden Abteilungen gleichen Zahl der Beinpaare, nicht der Extremitäten, beruht, erscheint den genannten Divergenzen gegenüber bedeutungslos. Das Gleiche gilt von einigen Ähnlichkeiten der Tardigraden und Pantopoden. Bei diesen finden sich, außer den phylogenetisch belanglosen Endstadien der Furchung der Formen mit totaler, adäqualer Segmentation[1]), die den entsprechenden Stadien der Tardigraden ähnlich sind, noch das dreikantige Stomodaeum[2]) und die dem Oberschlundganglion unmittelbar aufliegenden Pigmentbecherocellen der Larve.[3]) Diese, wie auch das Medianauge der Krebse und das Auge des Collembolen *Orchesella*[4]) beweisen, daß die Pigmentbecherocellen der Tardigraden kein isoliertes Vorkommen innerhalb der Arthropoden darstellen.

Als nähere Verwandte der Tardigraden kommen nur die Protracheaten und Eutracheaten in Frage, zwischen denen sie, wie in Claus-Grobben's Lehrbuch, als besondere Klasse einzuordnen sind. Protracheatencharaktere der Tardigraden sind: das Fehlen einer abgesetzten Kopfkapsel, die Histologie der Muskeln, der Bau der Extremitäten und der Gonade. Die Muskeln sind auch bei den Onychophoren, mit Ausnahme der Kiefermuskeln, glatt; freilich sind die Muskelfasern vielkernig und von Sarkolemm umhüllt. Die Extremitäten sind bei Onychophoren wie Tardigraden einfache Ausstülpungen der Leibeswand,

[1]) Meisenheimer, J., Ztschr. wiss. Zool., vol. 72 (1902), tab. 15, fig. 27.
[2]) id. ibid., p. 228, tab. 14, fig. 19, *oes*; tab. 16, fig. 63, *sto*.
[3]) id. ibid., p. 227, tab. 14, fig. 21—23.
[4]) Hesse, R., Ztschr. wiss. Zool., vol. 70 (1901), p. 373—376.

und die Ringelung bei den ersten ist keine andere Gliederung, als sie in den aufeinander folgenden Abschnitten der zum Teil teleskopartig einfaltbaren Beine der Arthrotardigrada vorliegt. Auch die Krallen der Protracheaten, die SEDGWICK[1]) und BOUVIER[2]) abgebildet haben, sind mit den Krallen der Eutardigraden, vielleicht auch noch mit denen der Echiniscen und Pseudechiniscen wohl vergleichbar. Auch GAFFRON hat schon die Übereinstimmung der eingliedrigen Stummelfüße des *Peripatus* mit den Extremitäten der Tardigraden hervorgehoben[3]); die von ihm beschriebene Verstärkung der Epidermis am Distalende der Protracheatenextremität, von der die Reservekrallen secerniert werden, paßt für den Vergleich mit den Krallendrüsen der Tardigraden besser als der Borstenfollikel der Chaetopoden. Das bohnenförmige Organ von *Peripatus*[4]) ist mit dem bei vielen Heterotardigraden an der Basis der Extremitäten, namentlich des letzten Paares, entwickelten Dorn oder Palpus vergleichbar.

Die Genitalhöhle ist bei den Tardigraden wie bei den Anneliden, Onychophoren und Myriapoden die sekundäre Leibeshöhle. Die Beziehungen der Tardigraden zu den Onychophoren sind deshalb besonders nahe, weil bei beiden Gruppen sich ein Coelomrest nur in diesem dorsal verlagerten Organ erhält. Für die Tardigraden ist es nicht zweifelhaft, daß im primären Entoderm am hinteren Körperende das Auftreten der Genitalzellen zuerst erkennbar ist. Das würde zu SEDGWICK's auf die kapländische Art bezüglichen Angaben[5]) passen. Für westindische und malayische Onychophorenspecies gilt die Ansicht von der mesodermalen, also mit den Verhältnissen bei den Insekten übereinstimmenden Entstehung der Genitalzellen von der Wand der Coelomsäcke aus.[6]) Da das erste erkennbare Auftreten der Keimzellen oft einer viel späteren Entwicklungsstufe angehört als deren Sonderung von den somatischen Zellen, könnte sich diese Divergenz der Angaben damit erklären, daß bei *Peripatopsis capensis* (GR.) die propagatorischen Zellen früher als bei den anderen Arten zu erkennen sind. Bei der südafrikanischen Form, wie auch bei *Eoperipatus* gehen vier Paare von Coelomsäcken in die Bildung der Gonade ein; daß bei den westindischen Arten, *Peripatus torquatus* KENN. und *P. trinitatis* SEDGW.[7]), nur ein

[1]) SEDGWICK, A., Quart. Journ. micr. sc., n. ser., vol. 28 (1888), tab. 34ff.

[2]) BOUVIER, E.-L., Ann. sc. nat., sér. 9, vol. 2 (1905); vol. 5 (1907).

[3]) GAFFRON, E., Zool. Beitr. (hrsg. von A. SCHNEIDER), vol. 1 (1885), p. 38—39.

[4]) id. ibid., p. 160; v. KENNEL, J., Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, vol. 8 (1888), p. 73.

[5]) Quart. Journ. micr. sc., n. ser., vol. 27 (1887), p. 511, tab. 35, fig. 26, 27.

[6]) v. KENNEL, J., l. c., vol. 7 (1885), p. 62, 63; EVANS, R., Quart. Journ. micr. sc., n. ser., vol. 45 (1902), p. 65.

[7]) KENNEL's *P. edwardsii* BLANCH. ist nach BOUVIER, E.-L., l. c., der *Peripatus trinitatis* SEDGW.

Paar die Gonaden bilden soll[1]), ist nicht wahrscheinlich. Der demnach vermutlich zwischen allen Protracheaten und Tardigraden bestehende graduelle Unterschied wird durch die geringe Zahl der Segmente bei den Tardigraden verständlich. Die Gonodukte der Onychophoren sind umgewandelte Nephridien, die ventral münden.[2]) Ihnen homolog sind die paarigen, mesodermalen Coelomodukte der Tardigraden, die als Ductus deferentes oder als Ovidukt und Receptaculum seminis vorkommen. Die Heterotardigraden zeigen mit dem ventralen Gonoporus die ursprünglichen Verhältnisse, durch welche es verständlich wird, daß bei den Eutardigraden die von der dorsal gelegenen Gonade herkommenden Gonodukte den Darm überkreuzen und ventral in das Proctodaeum münden. Das Receptaculum seminis entstammt bei Tardigraden und Onychophoren[3]) dem Mesoderm und steht bei beiden Gruppen in naher Beziehung zum Ovidukt. Bei den Insekten ist das Receptaculum ektodermal.

Die Mesodermbildung, das echte Strickleiternervensystem, bei dem die Nervenzellen in den Ganglien rings um das zentrale Neuropil herum liegen, die ektodermalen Speicheldrüsen und ektodermalen Vasa malpighii, die ontogenetisch, histologisch und physiologisch dem Fettkörper der Insekten vergleichbaren Speicherzellen, die Anordnung der Muskulatur und das Fehlen von Flimmerepithel, das bei den Onychophoren im Nephridialkanal vorkommt, sind Charaktere, die den Tardigraden und Eutracheaten gemeinsam sind. Von diesen Merkmalen erfordert die Entstehung des Mesoderms eine besondere Besprechung. Die Mesodermbildung der Tardigraden ist eine Enterocoelbildung von einer Deutlichkeit, wie sie sonst nirgends bei Protostomiern getroffen wird. Sie steht trotzdem nicht isoliert da, nachdem Heider die Mesodermbildung der Insekten dem Typus der Abfaltung genähert[4]) und damit die früher theoretisch begründete Meinung[5]) gestützt hat, daß die Ursegmente bei den Insekten auf paarige Urdarmdivertikel zurückzuführen sind. Die Coelomhöhlen der Tardigraden entstehen, wie das

[1]) v. Kennel, J., l. c., vol. 8 (1888), p. 58.

[2]) Die in neuerer Zeit wieder aufgerollte Frage nach der Entstehung der Nephridien bei den Onychophoren (Glen, Edith H., Quart. Journ. micr. sc., n. ser., vol. 63, part 2 (1918), p. 284—287, 289ff.) bleibt hier unerörtert. Wieweit die Gonodukte der ursprünglichen Tardigraden etwa ektodermale Einsenkungen sind, müßte das Studium der Entwicklung von *Batillipes, Tetrakentron* oder den Echiniscoiden ergeben. Bei den Eutardigraden sind keine vom Proctodaeum zur Gonade hin wachsenden Zellwucherungen zu sehen. Es müssen demnach die gesamten Gonodukte der Eutardigraden, Ductus deferentes, Ovidukt und Receptaculum seminis als mesodermal gelten, wie das auch aus dem Zellcharakter dieser Organe im adulten Tier hervorgeht.

[3]) v. Kennel, J., l. c., vol. 8 (1888), p. 65.

[4]) Insecten, in: Korschelt, E und Heider, K., Lehrb. vergl. Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Thiere, Specieller Theil, 2. Heft (Jena 1892), XXIII. Kapitel, p. 809ff.

[5]) Hertwig, O. und R., Studien zur Blättertheorie, Heft IV, Die Coelomtheorie (Jena 1881), p. 74ff., tab. 2, fig. 8.

namentlich an den Kopfcoelomsäcken deutlich zu sehen ist, durch Erweiterung eines Spaltes zwischen splanchnischer und somatischer Mesodermschicht, und dieser Spalt stand vor der Abschnürung der Säcke mit dem dorsoventral komprimierten Urdarmlumen in Verbindung (vgl. S. 110, Fig. 89). So stellt sich von den offenbar sehr ursprünglichen Verhältnissen der Coelombildung bei den Tardigraden (vgl. im folgenden) die Verbindung her zu Heider's Auffassung von der Entstehung der Ursegmenthöhlen bei *Hydrophilus*.[1]) Auch diejenigen Forscher, die bei den Insekten, den übrigen Arthropoden und den ihnen verwandten Coelomaten bisher keine enterocoelen Formen sahen[2]), werden an den Tardigraden künftig nicht vorübergehen können. Die Tardigraden stehen hinsichtlich der Coelombildung den Eutracheaten, und zwar den Hexapoden, näher als den Protracheaten. Querschnittbilder durch die Mundanlage von *Peripatus*[3]), die wie Enterocoelbildung aussehen, sind nach Kennel[4]) nicht als solche zu deuten. Er tritt gegenteiligen Darstellungen entgegen[5]), und wir müssen aus seiner, wie auch aus Evan's Schilderung[6]) entnehmen, daß die Coelombildung der Onychophoren mehr annelidenähnlich verläuft. Freilich ist auch bei *Peripatus*, wie bei den Tardigraden und den übrigen Arthropoden, das Mesoderm von Anfang an vielzellig, und eine Beteiligung des Urmundrandes bei der Abgabe von Mesodermzellen scheint auch bei den Onychophoren zu existieren.[7]) Das Fehlen des Blastoporus bei den Tardigraden schließt die empirische Bestimmung aus, an welcher Stelle, im Verhältnis zum Blastoporus, die Enterocoelbildung einsetzt. Auf Grund der im vorstehenden angestellten theoretischen Erwägungen (vgl. S. 130) ist der Urmund der Tardigraden im Stadium der Abschnürung der ersten Coelomsäcke bereits am Vorderende des Urdarmes anzunehmen. Es würde dann also auch bei den Tardigraden die erste Mesodermanlage am Blastoporusrande liegen, wie das für Protostomier charakteristisch ist. Wenn oben die Verhältnisse der Coelombildung bei den Tardigraden als ursprünglich bezeichnet wurden, so soll damit nicht jede Mesodermbildung durch Abschnürung von Urdarmdivertikeln schlechthin als ursprünglich angesprochen werden. Aber es liegen jedenfalls insofern ursprüngliche Verhältnisse bei den Tardi-

[1]) Heider, K., Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. (Jena 1889), p. 32, 71, 74.

[2]) Heymons, R., Zoologica, Heft 33 (1903), p. 87ff., 212ff.; Strindberg, H., Ztschr. wiss. Zool., vol. 106, Heft 1—2 (1913), p. 45; Leuzinger, H., Wiesmann, R., Lehmann, F. E., Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Stabheuschrecke Carausius morosus Br. (Jena 1926), p. 140—141.

[3]) v. Kennel, J., l. c., vol. 7 (1885), tab. 10, fig. 77.

[4]) id. ibid., p. 157, 187ff.

[5]) id., l. c., vol. 8 (1888), p. 84f.

[6]) Quart. Journ. micr. sc., n. ser., vol. 45 (1902), p. 48, 51.

[7]) Sedgwick, A., Quart. Journ. micr. sc., n. ser., Vol. 27 (1887), p. 488.

graden vor, als bei ihnen, wie bei Anneliden, Protracheaten, Myriapoden, Apterygoten und niederen Hexapoden alles Entomesoderm an der Bildung der Coelomsäcke teilnimmt, und die Coelomsäcke in die Extremitätenanlagen hineinreichen.

Daß Pigmentbecherocellen, wie sie die Tardigraden besitzen, weder innerhalb der Arthropoden im allgemeinen, noch bei den Eutracheaten im besonderen fehlen, war bereits erwähnt worden (vgl. S. 139). Ebenso zeigen die Mundhaken der Dipterenmaden, daß die Stilette der Tardigraden nicht die einzigen Organe der Nahrungsaufnahme bei Tracheaten sind, die wahrscheinlich nicht als Extremitäten aufzufassen sind.[1]) Die in den Kopf zurückgezogenen Mundteile der Entognathen, die Krallenkiefer im Mundatrium der Onychophoren oder die erwähnten Mundhaken der Fliegenlarven ergeben Analogien zur Lage des Buccalapparates der Tardigraden. Die Proturen, deren Mundwerkzeuge freilich echte Extremitäten sind, haben stilettartige Mandibeln und Laden der ersten Maxille, sie saugen ihre Nahrung ein. Folgt man Plate in der freilich durch die Lage der Augen erschwerten Auffassung des äußeren Gehirnlappens der Tardigraden als Homologon des Deutocerebrums der übrigen Arthropoden[2]), so wäre der Cirrus lateralis der Heterotardigraden ein vom Deutocerebrum versorgter, der ersten Antenne der Krebse oder der Antenne der Insekten analoger Kopfanhang. Ob hier eine Homologie vorliegt, wie es nicht wahrscheinlich ist, könnte nur aus der Ontogenie eines Heterotardigraden ersehen werden. Abgesehen von hochspezialisierten, reduzierten Formen (Strepsipteren-♀ u. a.) fehlen unter den Tracheaten nur den Proturen die Antennen, und sie sind auch bei diesen durch kleine, bewegliche Warzen angedeutet. Da die Tardigraden nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse als antennenlos gelten müssen, unterscheiden sie sich durch dieses Fehlen der Antennen von Protracheaten wie Eutracheaten. Ein pulsierendes Rückengefäß fehlt auch bei manchen Apterygoten und Cocciden; ebenso zeigen die Pauropoden und mehrere Entognathen, also kleine Formen mit relativ großer Oberfläche, daß die Tardigraden nicht die einzigen Tracheaten ohne besondere Respirationsorgane sind.

In einer gedankenreichen Abhandlung hat von Kennel seine Auffassung begründet, daß die Tardigraden weitgehend reduzierte, höhere Tracheaten sind (69). Es würde aber eine Diskussion der Gedanken von Kennel's zu einer Erörterung der Phylogenie der Tardigraden führen, und eine descendenztheoretische Auseinandersetzung, die jeder paläontologischen Basis entbehrt, muß rein hypothetisch bleiben. Da die weitere Erforschung der Tardigraden keinen Nutzen

[1]) Handlirsch, A., in: Schröder, Chr., Handb. d. Entomologie, vol. 1, Kapitel 13 (Jena 1928), p. 1224.

[2]) Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre, 1. Teil (Jena 1922), p. 421.

von stammesgeschichtlichen Hypothesen hat, so mag es genügen, wenn hier ohne Äußerung über die Descendenz und die Ascendenz der Tardigraden diese als Klasse der Arthropoden bezeichnet und zwischen den Protracheaten und den Eutracheaten eingereiht werden.

IV. Physiologie der Tardigraden[1])

A. Aktiver Lebenszustand

1. Stoffwechselphysiologie

Die Tardigraden sind vorzugsweise Pflanzenfresser, und zwar saugen sie die von den Stiletten angebohrten Desmidiaceen, *Enteromorpha*-, Moos- oder Phanerogamenzellen (vgl. S. 224) mittels der Schlundkopfmuskulatur aus. Wenn auch Doyère von der animalischen Nahrung der Tardigraden gesprochen (27, p. 318) und Greeff beobachtet hat (50, p. 124—125), wie Macrobioten mit fest an die Mundscheibe gepreßten Rädertieren umherliefen, so ist doch diese Art der Ernährung nicht die gewöhnliche. Die Literaturangaben aus neuerer Zeit lassen erkennen, daß bei den Eutardigraden *Macrobiotus hufelandii*, *Hypsibius tetradactylus*, *Hypsibius oberhaeuseri* und *Milnesium tardigradum* tierische, aus Tardigraden, Nematoden und Rotatorien bestehende Nahrung aufgenommen wird (3, p. 266; 102, p. 21; 112, p. 4; 185, p. 131, 132, Anm.). Unter diesen Beobachtungen ist auch eine (102, p. 21), die für *Macrobiotus hufelandii* und *Milnesium tardigradum* die Überwältigung lebender Beute, und zwar Rotatorien sicherstellt. Freilich ist für keine der genannten Eutardigradenarten, auch nicht, wie behauptet wurde, für *Hypsibius oberhaeuseri* (185, p. 131) oder die Hypsibien der *Diphascon*-Gruppe (vgl. S. 525, 528) die animalische Nahrung (161, p. 18) die reguläre, sondern alle Tardigraden leben vornehmlich von vegetabilischen Substanzen (109, p. 504—505; 148, p. 53—54; 62, p. 23), und zwar von dem Inhalt lebender Pflanzenzellen, meist der chlorophyllhaltigen, aber auch der Wurzelzellen. Verhältnismäßig am häufigsten frißt *Milnesium tardigradum* andere Tiere, wie aus den nicht ganz selten in seinem Darmtractus gefundenen Zahnapparaten von Rotatorien-Kaumägen (77, p. 330) und Hartteilen von Tardigradenbuccalapparaten (102, p. 21) zu erkennen ist, aber Gemeinschaftskulturen von Macrobioten und Milnesien sind durch diese auch bei *Milnesium* nur

[1]) Von den innerhalb des Tardigradenkörpers sich abspielenden Vorgängen, die bedingt sind durch Einwirkungen verschiedener Temperaturen und Giftstoffe, sind keine Einzelheiten, sondern nur die Ergebnisse, wie Annahme der Tönnchenform, Asphyxie, Schrumpfung, Tod oder dergleichen, bekannt. Daher wurden Temperatur- und Giftwirkung nicht bei der Physiologie, der Lehre von den Lebenserscheinungen, den Vorgängen im Körper der lebenden Tardigraden besprochen, sondern bei Erörterung der Anabiose und der Ökologie der Tardigraden behandelt (vgl. S. 200, 232, 238—239).

ausnahmsweise zu beobachtende Ernährungsweise nicht gefährdet, zumal Rotatorien als Nahrung offenbar den Tardigraden vorgezogen werden. Die weite Mundröhre befähigt *Milnesium* auch zum Einsaugen ganzer Diatomeen (vgl. S. 96). Ob *Tetrakentron synaptae* sich von den Gewebssäften der Mundtentakel seines Wirtes *Leptosynapta inhaerens* ernährt (20, p. 19), ist noch nicht festgestellt.

Während zum Zwecke der Beobachtung ausgeschwemmte Tiere die unter natürlichen Verhältnissen begonnene Eiablage und Häutung fortsetzen, unterbrechen sie den Freßakt fast immer, weshalb dieser nur selten zu beobachten ist. Beim Fressen bewegen die Tardigraden ihre Stilette fast rhythmisch vor- und rückwärts und bohren die Pflanzenzelle an. Bei dieser Arbeit der Stilettmuskulatur (vgl. S. 72) bewegen sich alle Kopforgane mit, wie das am Wackeln der Augen deutlich wird. Gleichzeitig kontrahiert sich und erschlafft wechselnd die in ihrem Mechanismus bereits geschilderte Schlundkopfmuskulatur (vgl. S. 76), und zwar etwa doppelt so schnell, wie die Stilette vorgestoßen und zurückgezogen werden. Aus dem Vorderdarm rinnen kleinste grüne Kügelchen in den Mitteldarm, den allmählich ein grüner Inhalt füllt. Da auch beim kriechenden Tardigraden die Schlundkopfmuskulatur fast dauernd in Bewegung ist, und auch häufig die Stilette herausgestoßen werden, ohne daß Nahrung vorhanden ist, kann nur die rhythmisch wiederholte Stilettbewegung und das Mitwackeln aller Kopforgane als charakteristisches Kennzeichen des Freßaktes gelten. Nach einer Beobachtung, deren Zeitangaben freilich nur einen Annäherungswert darstellen (77, p. 345—346), fraß ein hungriges *Macrobiotus furciger*-Individuum von 360 μ Länge in höchstens 24 Stunden, wahrscheinlich in kürzerer Zeit, 10 Zellen eines *Hypnum*-Blattes aus, das wären 0,00001 mg bei einem 0,003 mg schweren Tier. Die Tardigraden hinterlassen mehr einzelne Fraßspuren als zusammenhängende Fraßstellen auf dem Moosblatt (Fig. 97); in beliebiger Richtung und mit mannigfachen Unterbrechungen steht bald hier eine ausgefressene Zelle, bald dort mehrere nebeneinander.

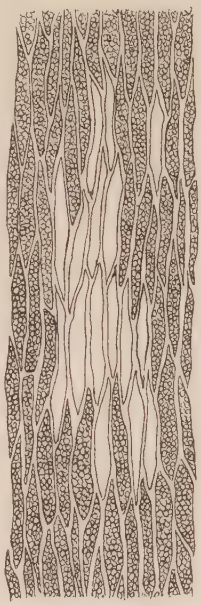


Fig. 97. Fraßspuren von *Macrobiotus furciger* in einem Moosblatt (*Hypnum*-Spec.). Etwa 200 : 1. (Nach 77.)

Die Verdauung der aufgenommenen Nahrungsstoffe ist bei den Tardigraden auf die chemische Aufschließung beschränkt, eine mechanische Zerkleinerung findet nicht statt (vgl. S. 76—77), und zusammen mit der flüssigen Nahrung eingesaugte, ganze kleine Algen passieren den Verdauungskanal, abgesehen von der Extraktion ihrer organischen

Bestandteile, unverändert. Eine Durcheinandermengung des Darminhalts kommt bei der Bewegung der Tiere zustande. Die Zusammensetzung der Verdauungssekrete ist nicht bekannt, auch nicht, ob neben Fermenten noch Stoffe secerniert werden, welche die Resorptionstätigkeit der Mitteldarmzellen unterstützen, indem sie den Nahrungsbrei noch weiter verflüssigen oder schlüpfrig machen oder die Fermente aktivieren und ähnliches. Als Produktionsorte der Verdauungssekrete, wie Fermente und etwa vorhandene Begleitstoffe gemeinsam genannt seien, kommen wohl hauptsächlich die Zellen der Speicheldrüsen und die Mitteldarmzellen in Betracht; Resorption findet nur in dem nicht cuticularisierten Abschnitt des Darmes, dem Mitteldarm, statt. Zur Untersuchung der Reaktion der Verdauungssäfte der Tardigraden wurden *Macrobiotus hufelandii*-Individuen in schwach gefärbte Lösungen von Indicatoren in Aquarienwasser eingesetzt (77, p. 345). In tabellarischer Form sind die Ergebnisse folgendermaßen darzustellen:

Indicator	Anwendbarkeit für p_H	Vorderdarmlumen	Speicheldrüsenvakuolen	Mitteldarminhalt
Naphtholphthaleïn	7,3—8,7	< 8,7	< 8,7	< 8,7
Phenolrot	6,8—8,4	< 6,8	< 6,8	> 8,4
Neutralrot	6,5—8,0	< 6,5	> 6,5	> 8,0
Bromthymolblau	6,0—7,6	< 6,0	> 6,0	> 7,6
Bromkresolpurpur	5,2—6,8	< 5,2	< 6,8	> 6,8
Methylrot	4,4—6,0	> 4,4	> 6,0	> 6,0

Es herrscht also im Vorderdarm ausgesprochen saure Reaktion (p_H zwischen 4,4 und 5,2), in den Vakuolen der Speicheldrüsen gleichfalls eine saure, wenn auch schwach saure Reaktion (p_H zwischen 6,5 und 6,8), im Mitteldarm eine ausgesprochen alkalische Reaktion (p_H zwischen 8,4 und 8,7). Die stark saure Reaktion im Vorderdarm läßt darauf schließen, daß in diesem Abschnitt Verdauungssekrete wirksam sind, die wahrscheinlich von den Munddrüsen secerniert werden. Die Bedeutung dieser Drüsen wird im folgenden Abschnitt erörtert, es ist ebensowohl denkbar, daß die Produktion der Verdauungssekrete in den Drüsen neben der Speicherung und Excernierung von Abfallstoffen verläuft, wie auch, daß bestimmte Mengen der Schlackenstoffe bei der Verdauung verwendet werden.

Die verdauten Nahrungsstoffe werden, wie bereits beschrieben, in der Epidermis (vgl. S. 20) und den Speicherzellen (vgl. S. 46, 48), sowie in Form freier Reservestoffanhäufungen in der Leibeshöhle gespeichert. Namentlich Fette, aber auch Stärke und Glykogen sind bisher als Nahrungsvorrat festgestellt. Aufgenommene Nahrung soll bei *Macrobiotus hufelandii* nach 5—6 Tagen die maximale Füllung der Mitteldarmzellen bewirken und dann in die Speicherzellen übergehen (70,

p. 76). Je nach der Größe des zu Beginn einer Hungerperiode vorhandenen Nahrungsdepots vermögen lebenstätige Tardigraden kürzere oder längere Zeit zu hungern. Tiere, die aus mittelguten Freilandsbedingungen kamen, hielten in Kulturen, die ohne Nahrung feucht gehalten wurden, fünf Wochen lang aus. Bei hungernden Tieren wird nicht nur, wie erwähnt, alles Nährmaterial verbraucht, sondern es werden auch die meisten Speicherzellen (vgl. S. 47—48) und der Inhalt des Ovars (vgl. S. 105), das heißt wahrscheinlich das Deutoplasma, resorbiert. Die von dem Füllungsgrad abhängigen Formveränderungen des Mitteldarms sind bereits beschrieben worden (vgl. S. 82, 84), ebenso die gleichfalls funktionell bedingte Verschiedenheit der Höhe der Mitteldarmzellen (vgl. S. 85) [vgl. auch Nachtrag, S. 569].

Je nachdem, ob der Verdauungstractus eines Tieres hyalin, grün oder braun ist, hat es noch nicht oder kurz vorher gefressen, oder es wird bald defäcieren (vgl. die Bunttafel). Wenn bei einem Macrobioten oder *Hypsibius* der Darmkanal eines Tieres gefüllt ist und anfängt braun zu werden, dauert es noch etwa 3—5 Tage bis zur Defäkation. Bei dieser löst sich der Darminhalt im ganzen aus den Darmdivertikeln der Heterotardigraden (vgl. Fig. 117 D) oder dem mehr einheitlich sackförmigen Mitteldarm der Eutardigraden heraus und wird auf einmal entleert (Fig. 104, *9*). Aus der Art, wie die Faeces caudalwärts collabieren und miteinander im Zusammenhang bleiben, ist zu vermuten, daß eine Oberflächenbildung der Mitteldarmepithelzellen nach Art des „Trichters“[1]) oder der peritrophischen Membran vieler Insekten diesen Zusammenhalt des Darminhalts bedingt. Nach den bisherigen Beobachtungen defäcieren *Batillipes*, *Echiniscoides*, *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* bei jeder Häutung; da diese Aufzählung Arthrotardigraden und Echiniscoiden umfaßt, liegt es nahe, die Angabe der stets mit Defäkation verbundenen Häutung für die Heterotardigraden zu verallgemeinern. Wenn bei den Angehörigen der genannten Genera der Fäkalklumpen einmal in die alte Haut entleert ist (Fig. 117 D), wird meist seine sehr zarte Umhüllung durch die heftige Bewegung des Tieres, das sich aus der alten Hülle herausarbeitet, namentlich durch das Treten mit den Hinterbeinen zerrissen, und die Faeces erfüllen dann die Caudalregion der alten Cuticula (Fig. 117 E). Die Eutardigraden defäcieren ohne gleichzeitige Häutung. Ob die splanchnische Muskulatur der Macrobioten, Hypsibien und Milnesien (vgl. S. 86) durch ihre Kontraktion die Faeces caudalwärts preßt (70, p. 77), und die Musc. levatores ani der Macrobioten und Hypsibien (vgl. S. 87) bei Defäkation und Eiablage zur Erweiterung der Kloake betätigt werden, wie es wahrscheinlich ist, muß noch beobachtet werden.

Besondere Respirationsorgane fehlen den Tardigraden, der Gaswechsel dürfte demnach durch die Körperbedeckung hindurch, bei

[1]) Handbuch d. Entomologie (Chr. Schröder), vol. 1 (1913), p. 277—278.

den stark cuticularisierten Arten unter den Echiniscoiden vielleicht zwischen den Platten des Panzers, sowie lateral und ventral am Körper erfolgen. Alle bisher untersuchten Tardigraden sind im aktiven Lebenszustand sehr sauerstoffbedürftig. Die Circulation der resorbierten Nahrungsstoffe wird durch die Leibeshöhlenflüssigkeit bewirkt, in der die Speicherzellen und die freien Reservestoffanhäufungen flottieren und bei den Bewegungen der Tiere in Umfuhr gesetzt werden.

Die Speicherung von Stoffwechselschlacken in der Epidermis der Eutardigraden ist bereits beschrieben worden (vgl. S. 18). Es handelt sich um bestimmte, wahrscheinlich durch die Anordnung der Muskeln bedingte, ringförmig den Körper umgreifende Zonen, die im Experiment mit vitalen Farbstoffen diese speichern und im normalen Lebensablauf Abbauprodukte des Stoffwechsels, namentlich in Form von Pigmenten, aufnehmen. Ob die bei den Versuchen regelmäßig und in Menge Farbpartikel aufnehmenden circumanalen Epidermoidalverdickungen, die sogenannten Analdrüsen (vgl. S. 87) nach diesem Befund als Exkretspeicher auch für die unter natürlichen Bedingungen lebenden Tiere gelten können, ist nur als wahrscheinlich, namentlich in Analogie zu den übrigen Teilen der Epidermis, zu bezeichnen. Von den epidermoidal gespeicherten Exkreten, sowohl den Farbpartikeln, wie denen des normalen Stoffwechsels, dürfte fast nichts excerniert werden, da im Laufe mehrerer Monate die Intensität der aufgenommenen Farbe nur sehr wenig abnimmt (77, p. 351), und die Epidermiszellen alter Freilandtiere dicht mit Pigment beladen sind. Eine quantitativ geringfügige Elimination von Exkreten dürfte bei den Häutungen stattfinden, bei denen die Epidermiszellen zur Bildung der neuen Cuticula sekretorisch tätig sind. Was als Abnahme der Färbung in Epidermiszellen erscheint, die seit längerer Zeit Farbe gespeichert halten, kann auch eine etwas dünnere Verteilung der aufgenommenen Farbpartikel sein. Eine derartige Verringerung der Farbdichte muß beim Wachstum der Epidermiszellen, das ja eine Zellvergrößerung, nicht eine Zellvermehrung ist, eintreten. Ob Blättchen, die bei *Macrobiotus occidentalis* von einem bestimmten Fundort zwischen Epidermis und Cuticula in Jungtieren wie Erwachsenen getroffen worden sind (96, p. 139, 169), von den Epidermiszellen excernierte Exkretkrystalle oder ein pathologischer Befund sind, ist nicht bekannt; die Abbildung (96, tab. 21, fig. 54 e) erinnert an eine für die Exuvialflüssigkeit von *Bombyx mori* gegebene Figur.[1])

Bei Versuchen mit vitalen Farbstoffen nehmen auch die Munddrüsen der Eutardigraden regelmäßig größere Mengen von Farbe auf, die gleichzeitig mit der Ausstoßung der Hartteile des Buccalapparates

[1]) Plotnikow, W., Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten in: Ztschr. wiss. Zool., vol. 76 (1904), tab. 21, fig. 6.

excerniert werden (Fig. 98). Der bei normalen, ungefärbten Tieren die ausgestoßenen Mundteile umgebende Schleim (128, p. 371) dürfte danach wohl als Stoffwechselabbauprodukt aufzufassen sein, das in den Vakuolen der Speicheldrüsenzellen abgelagert (vgl. S. 81, 573) und bei Elimination der Mundteile excerniert wird. Exkretkrystalle werden auch in den Mitteldarmzellen bei Hetero- wie Eutardigraden gespeichert

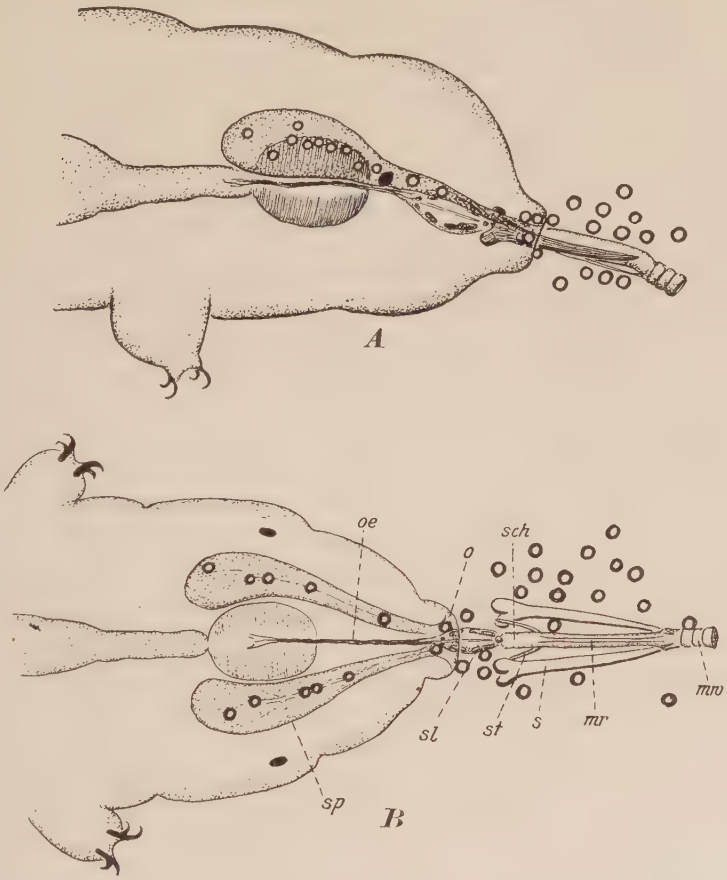


Fig. 98. Ausstoßung der Hartteile des Buccalapparates bei gleichzeitiger Excernierung gespeicherten Trypanblaus aus den Munddrüsen von *Macrobiotus hufelandii*. Nervensystem und Muskulatur fortgelassen. A Anfangsstadium, lateral; B späteres Stadium, ventral. Etwa 500 : 1. (Nach 77.)

und in den Darminhalt hinein excerniert (vgl. S. 85—86). Während diese Zellen, die der Epidermis und der Munddrüsen, die Elimination von Exkreten aus dem übrigen Körper bzw. dem Körper überhaupt, nicht als einzige Funktion besitzen, ist für die Vasa malpighii der Eutardigraden bisher nur exkretorische Tätigkeit festgestellt worden (vgl. S. 89). Die großen, gelappten Kerne dieser rectalen Anhangsdrüsen deuten, falls nicht auch eine bisher unbekannte Sekretion noch vorliegt,

auf eine rege Exkretion, die freilich noch über den einen Befund (vgl. Fig. 37, 59) hinausgehender Beobachtung bedarf (vgl. Nachtrag S. 570). Das Gleiche gilt für die Exkretion der Heterotardigraden, bei denen bisher nur die Mitteldarmzellen als exkretorisch tätig festgestellt sind.

2. Sinnesphysiologie

Die Sinnesphysiologie der Tardigraden ist nur wenig erforscht, da es nicht möglich ist, die Tiere in ihrer natürlichen Umwelt zu beobachten, vielmehr die Dichtigkeit von Sand, Moos oder Algen, zwischen denen sie leben, für jede Beobachtung verringert werden muß, um die Tiere optisch zu erreichen. Der Ausfall der gewohnten mechanischen, chemischen und optischen Reize bedingt ein ungerichtetes und unruhiges Umherlaufen der aus ihrer natürlichen Umgebung ausgewaschenen Tiere, deren Reizantworten in diesem Zustand nur unsichere Schlüsse auf ihre normalen Lebenserscheinungen erlauben.

Batillipes mirus zeigt positive Thigmotaxis, schmiegt sich in die Ecken des Mikroaquariums (76, p. 522) und drängt sich zwischen etwa vorhandene Sandkörner; da bei ihm keine Augen nachgewiesen sind und keine quantitativen Unterschiede in den Ansammlungen der Tiere an den belichteten oder beschatteten Flächen der Sandkörner zu bemerken sind, dürften lediglich mechanische Reize das geschilderte Verhalten bedingen. Da manchmal Tiere, deren Mediancirrus (vgl. S. 11) die Wasserfläche berührt, zurückkriechen, wären in diesem Anhang Tangoreceptoren zu vermuten. Wenn *Tetrakentron synaptae* von den Mundtentakeln der von ihm bewohnten *Leptosynapta inhaerens* entfernt wird, soll es sich gänzlich unorientiert bewegen, sich aber sofort wieder an einen Tentakel, mit dem es in Berührung kommt, anklammern (20, p. 17). Auffallend schwach beantworten Macrobioten und Hypsibien einen mittels der Mikronadel ausgeübten Berührungsreiz; wenn Tieren, die auf dem Rücken liegen und mit allen acht Beinen strampeln, mit der Mikronadel ein Moosblatt an den Kopf, den Bauch oder die Beine gehalten wird, so klammern sie sich nicht, wie man erwarten würde, fest, vielmehr haftet anscheinend nur zufällig einmal das eine oder das andere Tier momentan mit seinen Krallen am Moosblatt. Auch wenn im Kulturgefäß kriechende Tiere von Pflanzenteilen oder der Nadel an beliebigen Körperstellen berührt werden, tritt keine oder nur eine äußerst schwache phobische Reaktion auf. Diese letzte äußert sich als ein Innehalten in der Vorwärtsbewegung für einen Augenblick. Das heftige arhythmische Strampeln auf den Rücken gefallener Eutardigraden im allseitig diffus belichteten Untersuchungsgefäß wäre als eine Reaktion auf den Ausfall des gewohnten Berührungsreizes an der Ventralfläche ihrer Extremitäten zu bezeichnen. Das Vorkommen von *Echiniscoides sigismundi* in den *Enteromorpha*-Schläuchen, sowie das der Macrobioten und Hypsibien, nament-

lich im encystierten Zustand, in *Lemna*-Wurzeln (130, p. 266) oder in den Zellen abgestorbener *Elodea*-Blätter (81, p. 23) könnte thigmotaktisch bedingt sein; ebenso die Eiablage von *Macrobiotus pullari* in Exuvien von Insektenbeinen (Fig. 69) und von *Hypsibius hastatus* in Cladocerenschalen (Fig. 344C) (vgl. S. 162). Bei Echiniscen und Pseudechiniscen ist in gleicher Situation keine Reaktion zu sehen. Bei diesen Formen sind auch auf Berührungsreize, welche die innervierten Kopfanhänge (vgl. S. 11, 37) oder die nicht innervierten Körperanhänge treffen, keine Reaktionen erkennbar. Man kann Echiniscen an einer Seta hochheben oder in Rückenlage bringen, ohne daß ihre Bewegungsweise sich ändert (77, p. 341—342).

Reaktionen auf Wasserbewegung, also auf Strömungsreize, zeigt unter den bisher daraufhin untersuchten Tardigraden vornehmlich *Batillipes mirus*. Gleichgültig, aus welcher Richtung der Wasserstrom auf seinen Körper trifft, hört er auf zu kriechen und schmiegt sich, alle 48 Zehen ausgespreizt und die Haftläppchen fest angeklebt, an sein Substrat (76, p. 525). Manchmal reagieren auch Eutardigraden auf einen im Versuchsgefäß mit der Pipette erzeugten Strömungsreiz dadurch, daß sie in der Fortbewegung innehalten, sich krümmen und an das Substrat schmiegen, wodurch ihre Dislokation erschwert wird; die Reaktion tritt aber weder so regelmäßig noch so stark auf wie bei der marinen Sandform *Batillipes*.

Diese letzte Form geht bei stürmischem Wetter tiefer in den Sand hinein (76, p. 525); ob dieses positiv geotaktische Verhalten als Reaktion auf eine Perzeption der Wasserbewegung eintritt, ist nicht bekannt. Wenn *Hypsibius megalonyx*-Individuen sich in Kulturgefäßen dicht unter dem Wasserspiegel ansammeln (186, p. 470), so dürfte dieses Verhalten auf das O_2-Bedürfnis der Tiere zurückzuführen und nicht als negative Geotaxis zu bezeichnen sein.

Reaktionen auf Lichtreize sind unter den Heterotardigraden nur von *Echiniscoides sigismundi* bekannt. Bei einer Versuchsanordnung, die eine Interferenz mechanischer Reize oder die Entstehung eines Sauerstoffgefälles ausschloß (76, p. 519), wurden von 100 eingesetzten und 83 wiedergefundenen Individuen nach 24 Stunden in dem erhellten Mittelstreifen des Versuchsgefäßes, der 12,5% des gesamten, den Tieren zur Verfügung stehenden Raumes umfaßte, 64% angetroffen. Ob die positive Phototaxis dieser Art eine Unterschieds- oder Orientierungsreaktion ist, und in welcher Zeit die Reaktion eintritt, ist nicht bekannt. *Batillipes mirus*, bei dem keine Augen nachgewiesen sind, verhält sich Sonnenstrahlen, diffusem und künstlichem Licht gegenüber indifferent; eine in großen Haltungsgefäßen beobachtete Ansammlung der Tiere in den hellsten Bezirken ist auf die dort reichlich vorhandene, in anderen Teilen der Gefäße sehr zurücktretende Diatomeenflora zurückzuführen (76, p. 544). Aus den verschiedenen Angaben

über den Lichtsinn der Eutardigraden ist noch kein einheitliches Bild zu gewinnen. *Hypsibius dujardini*, der vorzugsweise im Süßwasser lebt, soll sich in Kulturgefäßen an der dem Licht zugewandten Seite ansammeln (42, p. 492—493), *H. megalonyx* soll nach neueren Beobachtungen bei direkter Sonnenbestrahlung negative, im diffusen Licht dagegen positive Phototaxis zeigen (186, p. 470). Dieser letzten Angabe entsprechen Lance's Resultate an Macrobioten (oder Hypsibien?) des Mooses und Süßwassers nicht genannter Specieszugehörigkeit (70, p. 20—21). Nach dem gleichen Untersucher sollen Macrobioten bei längerer Einwirkung kurzwelligen Lichtes, vom Blau ab, unruhig werden, wie das nach den Belichtungsverhältnissen in ihrem Wohngebiet, zwischen Algen oder Moos, zu erwarten sei. Diese ökologische Folgerung der auf ihre tatsächliche Richtigkeit von Rahm (112, p. 19) nur teilweise nachgeprüften Belichtungsversuche mit Licht von verschiedenen Wellenlängen ist deshalb nicht einwandfrei, weil Chlorophyll, namentlich Chlorophyll A, nicht nur kurzwelliges, sondern auch langwelliges Licht stark absorbiert[1]), die Tiere unter der Chlorophylldecke also nur orangefarbiges, gelbes und grünes Licht gewohnt sind und zu erwarten wäre, daß auch rotes Licht sie irritiert. Rahm verwandte eine Quarzquecksilberlampe, schaltete die Wärmewirkung durch eine Kühlvorrichtung aus und bestrahlte (220 Volt, 5 Amp.) Tardigraden im Trockenschlaf (vgl. S. 200) und im aktiven Lebenszustand mit ultraviolettem Licht. Die Tiere reagierten durch Kontraktion und Verlangsamung der Bewegung und starben, sobald sie sich etwa 10 Sekunden lang innerhalb ihres Mooses in 5—10 mm Abstand von der Sammellinse der Lampe befunden hatten. In der Beobachtung Reukauf's, daß *Macrobiotus dispar*, eine vorzugsweise im Süßwasser lebende Form, in Kulturgefäßen hauptsächlich in dem an der Lichtseite sich bildenden Algenbelag zu finden ist und zwar besonders am oberen Wasserrande (130, p. 269), dürfte die Erklärung der scheinbaren positiven Phototaxis bei Süßwasser- und Moosformen liegen. Nahrungs- und Sauerstoffbedürfnis bringt die Massenansammlung der Tiere an der Lichtseite und am Wasserspiegel zustande. Bei den Moosformen *Macrobiotus hufelandii*, *M. furciger* und *Milnesium tardigradum* ist bei einer Haltung unter günstigen Futter- und Sauerstoffverhältnissen keine positive Phototaxis in diffusem Tageslicht zu sehen (77, p. 340); ökologisch wäre diese für die zwischen dem Moos lebenden Tardigraden auch nicht verständlich. Bei *Macrobiotus dispar* wurde negative Phototaxis festgestellt (78, p. 151), und zwar läßt das Verhalten der Tiere eine Orientierungsreaktion vermuten, die einzige bisher bei Tardigraden beobachtete. Die Individuen saßen auf leeren, algenbewachsenen *Herpobdella-*

[1]) Hartmann, M., Allgemeine Biologie, 1. Teil (1925), Abb. 188 (p. 221).

Kokons am Boden einer von diffusem Licht erhellten Uhrschale, und zwar an der dem Licht abgewandten Seite in dichten Haufen. Nach Drehung der Schale um 180° wurden die Tiere innerhalb weniger Sekunden unruhig und liefen alle fast gleichzeitig parallel nebeneinander auf geradem Wege über den Kokon, wo sie fünf Minuten später sämtlich wieder an der lichtabgewandten Seite in der gleichen Dichtigkeit wie vorher zusammengedrängt saßen. Bei halber Drehung der Schale ging die Marschrichtung aller Tiere schräg über den Kokon fort zur lichtabgewandten Seite. Einmal an der dunklen Seite angekommen, verblieben sie dort ruhig zwischen den Algen umher kriechend und fressend und kletterten niemals auf die lichtzugewandte Seite des Kokons. Bei den Tardigraden läßt das Kriechen und Klettern im Kulturgefäß den Beobachter fast gar keine Reaktionen auf Umweltseinwirkungen erkennen, und deshalb ist die beschriebene, sofort zustande gekommene, im Effekt jedenfalls gerichtete Reizantwort aller Individuen besonders auffallend.

Röntgenstrahlen (eine Vakuumröhre, Stromquelle Akkumulatoren), denen im Wasser befindliche, aktiv lebenstätige Tardigraden bis zu 7 Stunden lang ausgesetzt wurden, blieben wirkungslos (112, p. 19). Gleichstrom (3 Elemente von je 1 Liter) bewirkte bei im Wasser befindlichen Tieren eine unbedeutende, bald nachlassende Unruhe; diese war stärker, wenn Induktionswechselströme verwendet wurden, nämlich der zuerst benutzte Strom durch eine RÜHMKORFF-Spule von 15 cm Länge geleitet wurde. Die Entladung einer Leidener Flasche (etwa $^1/_2$ Liter) wirkte betäubend (70% der beobachteten Fälle) oder tödlich (30%) (70, p. 166).

3. Bewegungsphysiologie

Die Bewegungsform der Tardigraden ist der Gang und seine Abart das Klettern; *Tetrakentron synaptae* dürfte, nach der Stellung der Beine zu urteilen, kriechen, das heißt beim Gang nur unvollkommen von den Extremitäten unterstützt werden, sodaß der Körper zum Teil den Boden berührt. Keine bisher auf ihre Bewegungsform untersuchte Tardigradenspecies schwimmt.

Batillipes schleppt bei der gewöhnlichen vorwärtsgerichteten Laufbewegung das vierte dann fast bewegungslose Beinpaar nach, beim Klettern dagegen wird es betätigt. Auch kann *Batillipes mirus*, ebenso wie *Echiniscus* und *Pseudechiniscus*, mit dem vierten Beinpaar voran, also rückwärts gehen. Zu jeder Vorwärtsbewegung des Beines der Tardigraden gehört, wie bei der Lokomotion von *Echiniscoides* geschildert werden soll (vgl. S. 156—157), eine Kontraktion, eine teilweise Einziehung des mittleren Beinabschnittes in den proximalen. Bei dieser Einziehung klappen die Haftläppchen des *Batillipes* um etwa 90° hoch (Fig. 32, letztes rechtes Bein). Der Gangrhythmus von *Batillipes*

(Fig. 99) besteht in einer Aufeinanderfolge der Bewegung des ersten, dritten und zweiten Beines jeder Seite. Das Bein der gegenüberliegenden Seite befindet sich während der Bewegung seines Partners in Ruhe, wird hoch gehoben, wenn das gegenüberliegende eben niedergesetzt worden ist und wird niedergesetzt, wenn eine Phase später der Partner hochgehoben wird. Die Schnelligkeit, mit der *Batillipes* im Untersuchungsgefäß läuft, kann nur als Reaktion auf das ungewohnte Milieu angesehen werden (vgl. S. 150); er erreicht dann die nur noch bei *Milnesium tardigradum* anzutreffende Geschwindigkeit von 100 μ pro Sekunde (76, p. 529).[1]) Unter natürlichen Bedingungen befindliche, das heißt von reichlichem Sand umgebene Tiere bekommt man kaum zu sehen, sodaß eine richtige Beurteilung ihrer gewöhnlichen Bewegungsweise schwer ist. Sie scheinen sich auch dann recht schnell zu bewegen, laufen kurze Strecken ruckweise und mit großen Pausen und klettern, wie es in der Örtlichkeit ihres Vorkommens, dem Sand des Meeresbodens, gegeben ist, viel mehr vor und rückwärts zwischen den Sandkörnern umher, als daß sie größere Entfernungen durchlaufen. Das Festkleben der Haftlappen des *Batillipes* am Substrat war bereits beschrieben worden (vgl. S. 23, 53). Manchmal schleppt im Untersuchungsgefäß ein *Batillipes*-Individuum an einem, vermutlich aus seinem Krallendrüsensekret bestehenden Faden eines oder mehrere Sandkörnchen sekundenlang hinter sich her (Fig. 100, *4*), von denen jedes das Zwanzigfache des Volumens des Tieres beträgt, aber sobald der Tardigrade Gelegenheit hat, zwischen eine aus mehreren Lagen bestehende Sandschicht einzudringen, reißt der Sekretfaden. Wenn der *Batillipes* ein lose auf dem Glasboden liegendes Sandkorn zu erklettern versucht, das Sandkorn aber fortrutscht, oder auch, wenn ihm ein Sandkorn, oft fünfzigmal so groß wie er selbst, im Wege liegt, so schiebt er es lange Strecken weit vor sich her (Fig. 100, *6*).

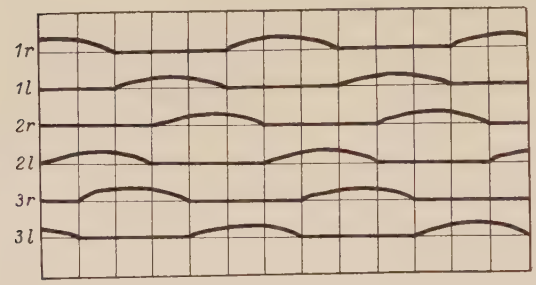


Fig. 99. Schema des Ganges von *Batillipes mirus*. *1 r—3 r* erstes bis drittes rechtes Bein, *1 l—3 l* erstes bis drittes linkes Bein. Das vierte nicht oder nicht rhythmisch sich an der Bewegung beteiligende Beinpaar wurde fortgelassen. (Nach 76.)

Bei *Echiniscoides sigismundi* ist das vierte Beinpaar an der vorwärts gerichteten Bewegung aktiv beteiligt. Es wird zuerst das erste,

[1]) Alle in dem Abschnitt über Bewegungsphysiologie für die Laufgeschwindigkeit genannten Zahlen beziehen sich auf die Temperatur von + 20° C.

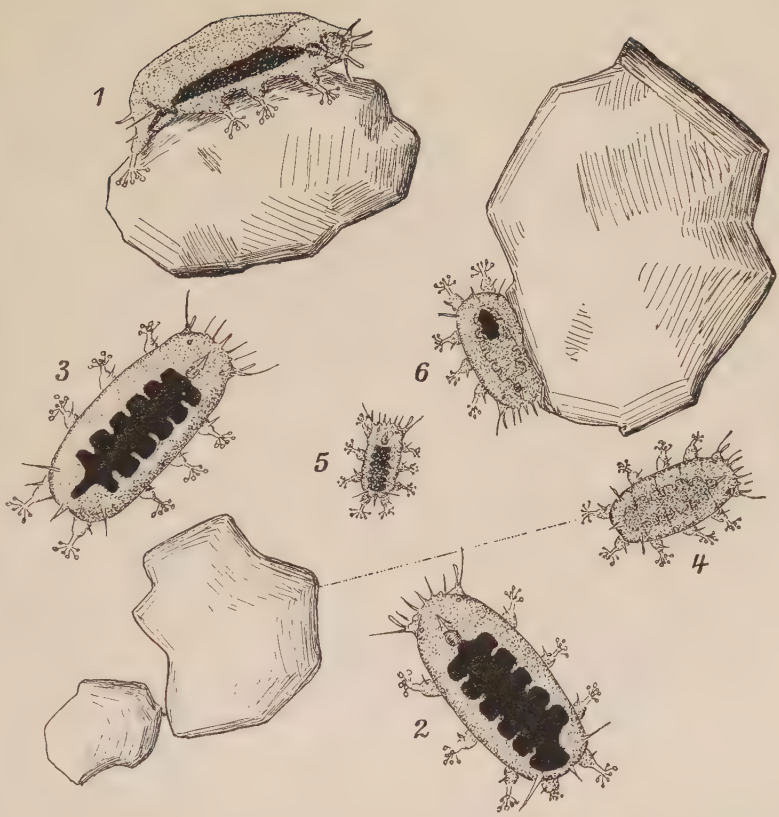


Fig. 100. Habitusbild von *Batillipes mirus* zwischen Sandkörnern. *1* Lateralansicht eines geschlechtsreifen ♀; *2* Dorsalansicht eines geschlechtsreifen ♀; *3* Dorsalansicht eines geschlechtsreifen ♂; *4* junges Tier kurz nach der Häutung, an einem Sekretfaden zwei Sandkörner hinter sich herziehend; *5* ganz junges Tier; *6* junges Tier mit kollabiertem Darminhalt, kurz vor der Häutung, beim Fortschieben eines Sandkornes. Etwa 150 : 1. (Nach 76.)

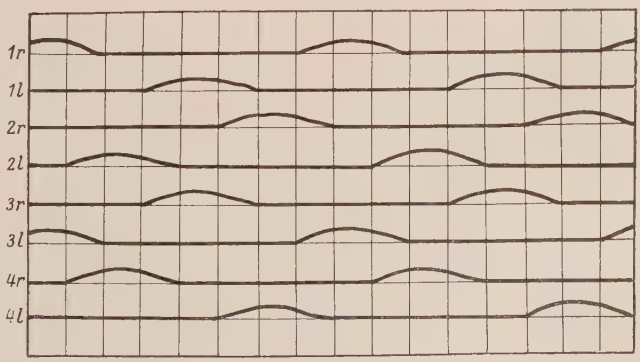


Fig. 101. Schema des Ganges von *Echiniscoides sigismundi*. *1 r—4 r* erstes bis viertes rechtes Bein; *1 l—4 l* erstes bis viertes linkes Bein. (Nach 76.)

dann das vierte, dann das dritte und dann das zweite Bein bewegt, und zwar ist diese Reihenfolge konstant, aber die Beinpaare bewegen sich ebensowenig wie bei *Batillipes* auf beiden Körperseiten synchron. Wenn beispielsweise links die Gangbewegung mit dem Vorsetzen des ersten Beines beginnt, bewegt sich rechts das dritte Bein, und wenn links das in der zweiten Phase bewegte Bein, also das vierte kontrahiert wird, bewegt sich rechts das zweite usw. (Fig. 101). Dabei kommt es vor, daß sich die Krallen zweier Beinpaare, namentlich die der zweiten und dritten, untereinander verhaken und dadurch für mehrere Sekunden ausgeschaltet werden. Bis sich die Beine wieder voneinander trennen, werden die übrigen sehr heftig und arhythmisch bewegt; die ineinander verhakten liegen still, bis eine stärkere ventrale Krümmung des Tieres sie weiter übereinander schiebt und dadurch frei macht. Das geschickte Klettern und die ziemlich lebhafte Bewegungsweise des *Echiniscoides* soll Fig. 102 veranschaulichen.

Fig. 102. Habitusbild lebender *Echiniscoides sigismundi* auf einem *Enteromorpha*-Faden. Etwa 250 : 1. (Nach 76.)

Geht man von dem auf seinem Substrat ruhenden vierten Beine aus (76, p. 501), so beginnt die Bewegung damit, daß ventrale, den Fuß gesenkt haltende Muskeln (Fig. 30 B, Muskel *2*, *5*, *6*) ihre Kontraktion aufgeben; infolgedessen streckt der Binnendruck des Körpers das Bein, und dorsal entspringende Muskeln (Fig. 30 A, Muskeln *4*, *8*) heben es dabei von seinem Substrat ab. Die Streckung des Beines dauert nur einen Augenblick; denn sobald das Bein mit einem kurzen Ruck nach hinten vom Substrat gelöst ist, wird es durch Wirkung der mächtigen ventralen Muskeln (Fig. 30 A, Muskel *2*, *5*, *6*)

kontrahiert. Die Zwischenkrallenhaut (Fig. 16 *kh*) wird zusammengezogen, gefaltet, und dadurch werden die Einzelkrallen einander parallel zusammengelegt. Die ganze Kralle wird nach innen gezogen, und von der Körperbedeckung des Beines wird noch ein erhebliches Stück nach innen umgefaltet, sodaß nur eben noch die äußersten Spitzen der Krallen heraussehen (Fig. 30, rechtes letztes Bein). Beim ersten bis dritten Beinpaar geht die Kontraktion nicht so weit, sondern die Krallen bleiben in allen Bewegungsphasen in ganzer Länge sichtbar. Da nach vollendeter Kontraktion des Beines die betreffenden Muskeln erschlaffen, wird das Bein durch den Binnendruck wieder gestreckt.

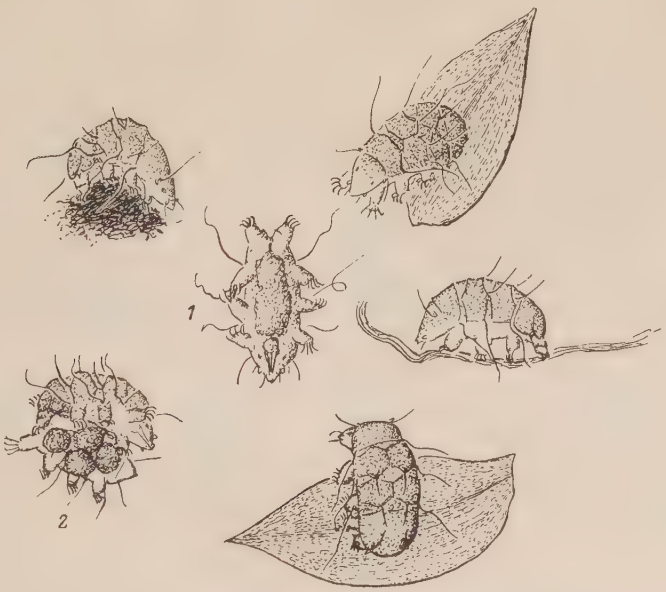


Fig. 103. Habitusbild von *Echiniscus blumi*. *1* Auf dem Rücken liegend; *2* auf einem Gelege kletternd. Etwa 80 : 1. (Nach 77.)

Bei der Streckung breitet sich die elastische Krallenhaut aus und spreizt dadurch die Einzelkrallen fächerförmig. Das gestreckte Bein (Beinpaar eins bis drei) wird durch Kontraktion dorsal entspringender Muskeln (Fig. 30A, Muskeln *4*, *8—10*) rostralwärts gerichtet. Dann wird durch Kontraktion ventral am Stamm entspringender Muskeln (Fig. 30B, Muskeln *2*, *5—7*) das Bein (Beinpaar eins bis vier) gesenkt, bis es auf dem Substrat Widerstand findet, wobei die sehr spitzigen, gekrümmten Krallen in die *Enteromorpha* eindringen.

Die Echiniscen stelzen (vgl. S. 22) sehr langsam vorwärts (vgl. Fig. 103). Etwa 300 μ lange, an ihre Umgebung mehrere Stunden lang gewöhnte *Echiniscus blumi*, die auf Glasflächen liefen, die mit dünnem, zu Gangversuchen als bestes Substrat ausprobiertem Seidenpapier bespannt waren, erreichten eine Durchschnittsgeschwindig

keit von 17 μ pro Sekunde (77, p. 342). Die Echiniscen laufen zeitweise arhythmisch, vielleicht infolge des ungewohnten Substrats, meist aber rhythmisch, nach dem für *Batillipes* gegebenen Gangschema (vgl. S. 154, Fig. 99). Wie bei diesem, wird auch bei rückwärts laufenden *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* das vierte Beinpaar zuerst bewegt. Anders als bei *Batillipes* dient das vierte Beinpaar beim Vorwärtslaufen als Nachschieber, und zwar werden rechtes und linkes viertes Bein

Fig. 104. Habitusbild von Eutardigraden. *1 Milnesium tardigradum*; *2 Macrobiotus*-spec.-♂; *3 Macrobiotus*-spec.; *4* eben geschlüpftes Jungtier von *Macrobiotus*-spec.; *5* Eier von *Macrobiotus pullari*; *6* Häutung eines *Hypsibius*; *7 Hypsibius*-spec. fressend; *8 Hypsibius*-spec.-♀; *9 Hypsibius*-spec. defäcierend; *10—12* Hypsibien. Etwa 40 : 1. (Nach 77.)

untereinander genau abwechselnd vorgesetzt, aber so viel langsamer als die drei vorderen, daß sie in deren Rhythmus zu beliebigen Phasen hineinkommen. Die Bewegung des Beines im einzelnen entspricht der von *Echiniscoides* oben beschriebenen.

Daß die Macrobioten und Hypsibien stets arhythmisch laufen (6, p. 648), bestätigte sich bei Nachuntersuchung (77, p. 343) nicht. Sie laufen oder klettern meist nur so kurze Strecken in derselben Richtung, daß ihr mit dem für *Batillipes* gegebenen Schema überein-

stimmender Gangrhythmus nur schwer zu erkennen ist. Mit den beiden vierten Beinen schieben die Tiere in der Regel gleichzeitig nach, ebenso werden oft die drei vorderen Extremitäten beider Seiten paarweise vorgesetzt. Auch auf ihrem natürlichen Substrat, dem Moos, bewegen sich Macrobioten und Hypsibien, übrigens auch Echiniscen und Pseudechiniscen, mit dem geschickt zwischen *Enteromorpha*-Fäden umher kletternden *Echiniscoides* verglichen, unbehilflich. Die durchschnittliche Geschwindigkeit eingewöhnter Macrobioten und Hypsibien beträgt 50 μ pro Sekunde. Bei der Kontraktion des Beines und dem

Fig. 105. Habitusbild von *Milnesium tardigradum*. *1* Häutung nach Eiablage. Etwa 35 : 1. (Nach 77.)

Einziehen der Krallen soll der Zug der dorsalen Extremitätenmuskeln auf die Hauptäste der beiden Krallen durch zwei in ihrem Verlauf bereits beschriebene Sehnen (vgl. S. 30—31) übertragen werden (vgl. Fig. 34). Da beide Sehnen von demselben Insertionspunkt ausgehen, werden, wie bei allen anderen Tardigraden, die Krallen eines Beines gemeinsam eingezogen. Die Elastizität der Krallenhaut spreizt bei Streckung des Beines die Krallen wie bei *Echiniscoides*. Die Fortbewegung vom *Milnesium* erfolgt im allgemeinen rhythmisch nach dem *Batillipes*-Schema. Die beiden vierten Beine werden meist kontrahiert nachgeschleppt, alle paar Schritte einmal, beim Klettern öfter, werden sie gleichzeitig gegen den Boden gestemmt. Infolge der caudalen Verjüngung des Körpers dieser Form sitzen die beiden letzten Beine noch näher als bei den Macrobioten und Hypsibien nebeneinander

am Hinterende des Körpers, sodaß sie anscheinend nur gemeinsam bewegt werden können. Häufiger als alle andern Tardigraden krümmen die schlanken, eine besonders reichliche Rückenmuskulatur (vgl. S. 61) besitzenden Milnesien ihren Körper dorsalwärts und heben dabei den Vorderkörper weit vom Substrat ab (vgl. Fig. 105). Im Untersuchungsgefäß eingewöhnte (vgl. S. 150) Milnesien legen bis zu 100 μ pro Sekunde zurück. Die Bedeutung der einzelnen Krallenelemente der Eutardigraden als Klammerorgane ist bei Erörterung der Extremitätenendigungen beschrieben worden (vgl. S. 28, 29).

4. Physiologie des Formwechsels

a) Physiologie der Fortpflanzung

Aus der Physiologie der Fortpflanzung sind der Vorgang der Eiablage (vgl. S. 106) und die beiden Typen der Eiablage (vgl. S. 103—104), die Vereinigung glatter Eier in der alten Cuticula zu Gelegen (*Parechiniscus*, *Echiniscus*, *Pseudechiniscus*, einige Macrobioten, die meisten Hypsibien, *Milnesium*) und die Ablage einzelner freier, meist mit Ausschüssen der Schale versehener Eier (*Echiniscoides*, die meisten Macrobioten, einige Hypsibien, wahrscheinlich *Batillipes*) bereits erörtert worden. Richters hat die Ausschüsse der frei abgelegten Eier als Haftapparate bezeichnet (138, p. 59 und auch sonst) und gesagt, es sei ihre Aufgabe, zu verhüten, daß durch Regenwasser die Eier aus dem Moosrasen ausgewaschen und an Orte mit ungünstigeren Existenzbedingungen geführt werden. Die frei abgelegten, kugeligen Eier des *Macrobiotus* (heute *Hypsibius*) *antarcticus* seien klebrig, denn er habe sie entweder an Moosblättchen angeheftet oder mit Detritus beklebt gefunden. Hierdurch sei Ersatz für die fehlenden Haftapparate geschaffen. Die in alten Häuten abgelegten Eier bedürften keiner Haftapparate, da die an der Cuticula befindlichen zahlreichen Krallen des Tieres die Haftapparate ersetzten. Es ist zwar die Oberflächenbeschaffenheit der Eier des *Hypsibius antarcticus*, von dem der Entdecker (149, p. 296) nur abgestorbenes Material zur Verfügung hatte, auch später als klebrig bezeichnet worden (17, p. 141). Aber die Ausschußformen vieler *Macrobiotus*-Eier sind keine geeigneten Haftapparate, ihre Form ist nur durch Erforschung des Mechanismus der Chorionbildung erklärbar. Auch legt *Echiniscoides* zwischen *Enteromorpha* der Brandungszone glatte Eier frei ab, die man in konsequenter Fortführung der teleologischen Gedankengänge Richters' als besonders leicht auszuspülende, gute „Verbreitungsmittel" bezeichnen müßte. Als einzige Beobachtungstatsache über die Verfestigung der Eier im Moos wäre anzuführen, daß die mit vier homonychen Krallen an jedem Bein versehenen Gelege der Echiniscen und Pseudechiniscen schwerer aus dem Moos zu spülen sind, als die mit zwei heteronychen Doppelkrallen an jedem Bein ver-

sehenen der Hypsibien, wie das der bereits erörterten Wirksamkeit der Echiniscenkralle als Klammerorgan entspricht.

Ganz allgemein sind Tardigradeneier leichter aus den Moospolstern auszuschwemmen, als die Tiere, die sich aktiv festklammern können. Man könnte es daher als „Brutpflege", im Sinne eines Schutzes der Eier vor Dislokationen bezeichnen, wenn die ♀♀ von *Hypsibius dujardini*, *H. megalonyx* und *H. annulatus* ihre Gelege mit sich herumtragen (vgl. Fig. 106, 328A). Einigermaßen vor dem Herausgeschwemmtwerden aus dem Moos geschützt sind auch Eier, die in Exuvien von Insektenbeinen, in Cladocerenschalen oder zwischen Moosblatt und -stiel abgelegt worden sind, aber es erscheint richtiger, zur Erforschung der alle diese Vorgänge bewirkenden Ursachen anzuregen, als sie mit der Scheinerklärung einer „Brutpflege" für erforscht auszugeben. Das ♀ von

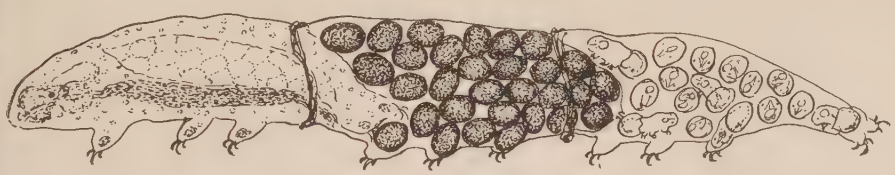


Fig. 106. *Hypsibius megalonyx*-♀ mit zwei Gelegen verschiedenen Alters. Etwa 100 : 1. (Nach 186, verändert.)

Hypsibius dujardini und *H. megalonyx* bleibt oft mit seinem Gelege vereinigt und schleppt dann ein Gelege (42, p. 493) oder sogar zwei (186, p. 492) alte Cuticulae mit Eiern, die zu verschiedener Zeit abgelegt worden sind, hinter sich her (Fig. 106). Dieses auch von anderen Tardigraden mit dem gleichen Modus der Eiablage bekannte Verhalten ist auf eine mechanische Behinderung des Tieres bei der Häutung zurückzuführen, bei der nur auffällt, daß sie in dem großen Material von Erlanger's offenbar regelmäßig auftrat, — allerdings hat er vielleicht auch nur diejenigen Tiere als ♀♀ erkannt, die ein Gelege mit sich herumtrugen. Selten sind weder bei dieser Art, noch bei *Echiniscoides* (76, p. 511) vollständig fruchtlose Befreiungsversuche aus der alten Cuticula bei der Häutung; in derartigen, für das betreffende Tier letalen Fällen trifft man das mit einer neuen Cuticula versehene Muttertier des *Hypsibius* bei seinem Gelege in der alten Cuticula und ebenso das *Echiniscoides*-♀, das normalerweise freie Eier einzeln ablegt, gemeinsam mit den Eiern von der alten Cuticula umhüllt. Ob die unter diesen Umständen aus den Eiern schlüpfenden Jungtiere, die normalerweise die alte Cuticula durch die Auskriechöffnung des Muttertieres verlassen, aus der mütterlichen Cuticula herauskommen, etwa indem sie sich mit den Stiletten ein Loch bohren, ist nicht bekannt; wahrscheinlich gehen sie zugrunde, wenn nicht während ihrer Entwicklung die alte Cuticula einen Riß bekommen hat. Von *Hypsibius annulatus*

berichtet J. Murray (85, p. 691), daß die Tiere mehrerer Generationen im Untersuchungsgefäß ihre Gelege in der alten Cuticula tagelang mit sich herumtragen (vgl. Fig. 328A). Er meint, daß nach normaler, also mit dem Kopf zuerst erfolgter Befreiung aus der alten Cuticula die Tiere diese aktiv aufheben, wobei ein Haufen kleiner Warzen dorsal in der Mitte des Kopfes als Kittdrüse für das Gelege funktionieren könnte (91, p. 660). Die Art trägt keineswegs immer ihre Eier (93, p. 675; 96, p. 118), und es erscheint wahrscheinlicher, daß die Tiere oft rückwärts aus ihrer alten Cuticula kriechen, wobei dann diese am Kopf kleben bleibt. Vielleicht hängt es mit der auch ventral warzigen Beschaffenheit der Cuticula dieser Species zusammen, daß die Hinterbeine zuerst die Cuticula verlassen. Zu den Fällen von „Verbindung von Mutter und Ei" gehört noch die Beobachtung, daß *Echiniscoides*-♀♀ manchmal bis zu zwei abgelegte, an ihrem Caudalende anhaftende freie Eier mit sich herumtragen (76, p. 511).

Fig. 107. Gelege von *Hypsibius convergens* zwischen Moosblättern. Etwa 80 : 1. (Nach 80.)

Positiv thigmotaktisch legen die Tardigraden oft ihre Eier gegen ein Substrat ab. So fanden sich die freien Eier des *Hypsibius hastatus* in einer großen Population ausschließlich in den gehäuteten Schalenklappen der Cladocere *Alonella nana* (vgl. Fig. 344C) (91, p. 663) und die Eier von *Macrobiotus pullari* wurden oft in Exuvien von Insektenbeinen getroffen (Fig. 69) (80, p. 340). Hypsibien und Echiniscen schieben sich oft vor der Eiablage rückwärts kriechend fest und tief, parallel zur Längsachse eines Moosblattes, zwischen dieses und den Stiel ein, sodaß nach vollendeter Häutung das Gelege verborgen und fest hinter dem umhüllenden Moosblatt steckt (Fig. 107) (80, p. 340). Es ist noch nicht beobachtet worden, ob auch bei Häutungen ohne Eiablage ein solches, den Mechanismus der Häutung zweifellos erleichterndes, festes Widerlager aufgesucht wird.

Die Copulation und die sekundären Sexualcharaktere sind im Vorstehenden bereits besprochen worden (vgl. S. 106, 109), ebenso die Seltenheit der ♂♂ von *Echiniscus*, *Pseudechiniscus* und *Milnesium* (vgl. S. 109). Über das Vorkommen von ♂♂ bei *Bathyechiniscus*, *Halechiniscus*, *Oreella* und *Parechiniscus* ist noch nichts bekannt. Von verschiedenen Seiten (65, p. 723; 73, p. 43f.) sind Vermutungen über einen Generationswechsel bei Tardigraden geäußert worden, und zwar sollte bald eine Periodizität im Auftreten der ♂♂, bald eine ver-

schiedene Beschaffenheit der Eier ein und derselben Species diese Hypothesen stützen. So wurde behauptet, daß ♂♂ von *Hypsibius dujardini* nur im Frühjahr vorkommen (165, p. 122—123); neuere Beobachtungen ergaben, daß ♂♂ von der ebenso wie *H. dujardini* im Süßwasser lebenden Art *H. megalonyx* im Frühjahr und Herbst zu finden sind (186, p. 470), wie es dem mit der Phänologie der Nahrungsalgen korrelierten Jahrescyclus der Süßwasserformen und zwar ihrer ♂♂, ♀♀ und Jungtiere entspricht. Baumann meint (6, p. 651), in den Wintermonaten von November bis Februar eine Steigerung der ♂♂-Zahl bei *Macrobiotus hufelandii* gesehen zu haben, worauf noch zurückzukommen sein wird. Bei den moosbewohnenden Tardigraden, von denen ♂♂ überhaupt bekannt sind, kommen diese zu allen Jahreszeiten vor (77, p. 338), und für *Batillipes*, *Tetrakentron* und *Echiniscoides* gelten die bei Erörterung der Tardigradenphänologie gemachten Angaben (vgl. S. 239) für beide Geschlechter. Bei diesen marinen Arten, den Moosformen — von Baumann's Bemerkung zunächst abgesehen — und den vorzugsweise im Süßwasser lebenden *Hypsibius dujardini* und *H. megalonyx* sind Unterschiede in der Zahl von ♂♂ und ♀♀ nicht anzugeben, nur fallen die geschlechtsreifen, aber auch die jüngeren Individuen unter den ♀♀ durch die größeren Keimzellen mehr auf, als die ♂♂. Es ist denkbar, daß die größere Auffälligkeit der ♀♀ die Angabe Baumann's (6, p. 651) bedingt hat, daß selbst zu den genannten Zeiten eines vermehrten Auftretens der ♂♂ nie weniger als 50 ♀♀ auf 1 ♂ kommen. Immerhin mögen diesem Befund vielleicht auch besondere örtliche Verhältnisse zugrunde liegen; die Bedingungen des Auftretens der Tardigraden und ihre Sexratio sind noch keineswegs genau bekannt. Der einzige Fall von verschiedener Beschaffenheit der Eier bei ein und derselben Species ist, wenn man von den graduellen Verschiedenheiten in der Eigröße, Eiform und Gestalt der Ausschüsse absieht, bei *Hypsibius arcticus* beobachtet worden (96, p. 97). Eier dieser Art zeigten in Material, das im antarktischen Winter unter 5 m dickem Eis aus Seen bei Cap Royds und Cap Barne gesammelt worden war, eine wesentlich dickere Schale als in Material, das aus antarktischem Moos, aus tropisch-afrikanischem Moos und von einem schottischen „Loch" stammte. Andere Angaben über verschieden gestaltete Eier bei ein und derselben Species (73, p. 43f.) beruhen auf Beobachtungsfehlern (77, p. 339); vorläufig ist weder ein Fall von Generationswechsel noch von Parthenogenese bei Tardigraden nachgewiesen.

b) Entwicklung, Wachstum und Häutung

Das Tempo der in ihren einzelnen Vorgängen bereits beschriebenen Entwicklung (vgl. S. 110—129) sei durch die folgende Übersicht erläutert,

die aus Lebendbeobachtung von 10 Gelegen des *Hypsibius convergens* gewonnen worden ist, also die durchschnittliche Entwicklungsgeschwindigkeit von etwa 100 Eiern bei etwa + 18° C Wassertemperatur gibt. Die Eier der genannten Art werden im Stadium der Bildung des ersten Richtungskörpers mit erkennbarem Spermakern abgelegt.

Nach der Eiablage	Entwicklungsstadium
3 Stunden	Zweizellenstadium.
4—5 Stunden	Vier- bis Fünfzellenstadium.
6—7 Stunden	Acht- bis Zehnzellenstadium.
16 Stunden	Blastula mit beginnender Gastrulation.
24 Stunden	Einsenkung des Proctodaeums.
etwa 40 Stunden	Stomodaeum durchgängig, also Kopfcoelomsäcke abgeschnürt, Rumpfcoelomsäcke in Bildung.
48 Stunden	Extremitätenausstülpungen erkennbar.
72 Stunden	Coelomsäcke aufgelöst.
96 Stunden	Stilett- und Krallenbildung.
110—120 Stunden	Auskriechen.

Diese fünf Tage als Gesamtdauer der Entwicklung sind ebensowenig für jede Temperatur, wie für jede Tardigradenspecies gültig. Für *Hypsibius dujardini* wird angegeben, daß bei Zimmertemperatur (17° [R?]) die Entwicklung von der bei dieser Art mit der Eiablage zusammenfallenden Copulation bis zum Ausschlüpfen der Jungtiere etwa 12 Tage dauert (41, p. 777), für *M. hufelandii* (Temperatur nicht notiert) 26 Tage (170, p. 6), und Doyère nennt ohne Temperatur- und Speciesangabe 25—40 Tage als Entwicklungsdauer (27, p. 358). Die dünnerschaligen Eier scheinen sich schneller zu entwickeln als die mit dickerer Schale. In die erste Gruppe gehören außer dem genannten *Hypsibius convergens* auch *Macrobiotus pullari*, dessen Eier bei + 21° C Wassertemperatur 3—4 Tage und *Macrobiotus dispar*, dessen Eier bei + 20° C 5 Tage zu ihrer Entwicklung brauchen. Während aus den dünnschaligen *Hypsibius convergens*-Eiern bei + 4—8° C die Jungtiere 10—12 Tage nach der Ablage auskriechen, erfolgt dasselbe unter gleichen Temperaturverhältnissen bei den dickschaligen *Macrobiotus hufelandii*-Eiern nach 30, bei den gleichfalls in die Gruppe der dickschaligen gehörigen Eiern von *Hypsibius oberhaeuseri* nach 32 Tagen. Das verschiedene Entwicklungstempo bei Eiern derselben Species wurde an *Milnesium tardigradum* untersucht (80, p. 367), dessen Eier 21 Tage bei + 8—10° C, 13 Tage bei + 18° C und 10 Tage bei + 24° C von der Ablage bis zum Auskriechen der Jungtiere brauchten.

Da sich die Tardigradenembryonen gegen Ende der Embryonalentwicklung innerhalb der Eischale bewegen und drehen, kommen

Lageverschiedenheiten zustande, wie sie Fig. 108A und B zeigen. Die Tardigradenjungtiere bohren die Eischale mit ihren Stiletten an und verlassen ihr Ei vorwärts kriechend (80, p. 370). Die das Gelege umhüllende Cuticula versuchen die Jungen manchmal anzubohren, meist kriechen sie unorientiert in der alten Cuticula herum, bis sie, zuweilen erst mehrere Stunden nach dem Ausschlüpfen, an die Auskriechöffnung des Muttertieres gelangen und durch diese die alte Haut verlassen.

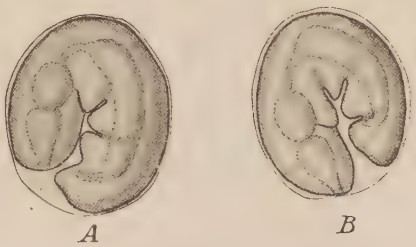


Fig. 108. Häufiger (A) und seltener (B) zu beobachtende Lage des Embryos der Hypsibien im Ei. Etwa 600 : 1. (Nach 80.)

Bei diesem Herumklettern kommt es vor, daß einzelne Jungtiere in eine leere Eischale mit dem Kopf und den dauernd bewegten Stiletten hineingeraten und mit den Beinen heraushängen, wodurch ein Aus-

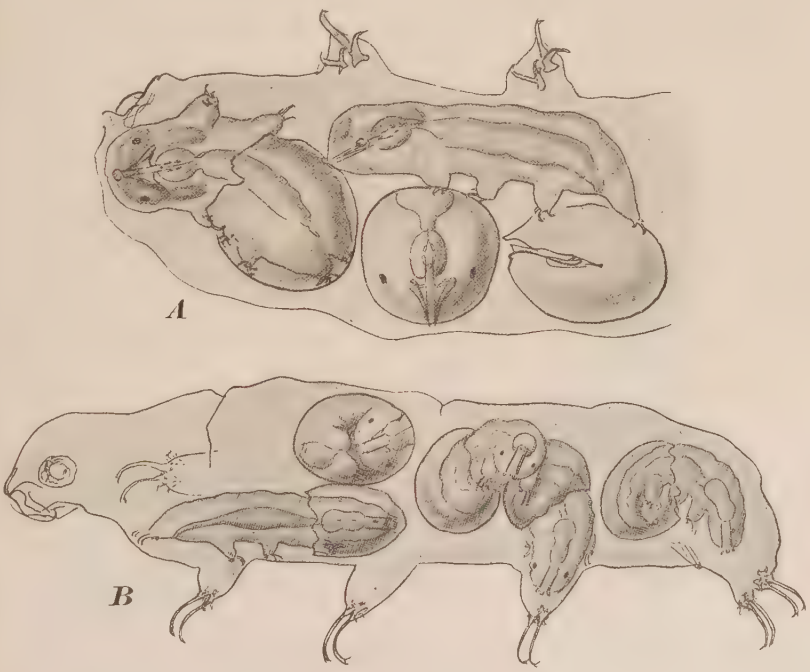


Fig. 109. Gelege mit ausschlüpfenden Jungtieren. A von *Hypsibius convergens*, etwa 600 : 1; B von *Milnesium tardigradum*, etwa 100 : 1. (Nach 80.)

kriechen mit den Hinterbeinen zuerst vorgetäuscht werden kann (Fig. 109B). Junge Tardigraden quellen kurz nach dem Ausschlüpfen etwas durch Wasseraufnahme. So mißt zum Beispiel ein frisch geschlüpftes Tier von *Echiniscoides sigismundi* 95—100 μ, das Ei

65 μ im größten Durchmesser, und im Ei liegt der Embryo fast rechtwinklig ventral eingeknickt (Fig. 110). Bei *Milnesium tardigradum* finden sich Eier von 100 μ Länge und 85 μ Dicke in den beiden kurzen Achsen; das geschlüpfte Jungtier ist 200 μ lang, 75 μ breit und 50 μ dick; das ergibt eine Volumenzunahme durch Wasseraufnahme, die etwa ein Dreißigstel des Gesamtvolumens des Tieres ausmacht.

Fig. 110. Ein ausschlüpfendes Jungtier und zwei Embryonen von *Echiniscoides sigismundi*, die Embryonen im Stadium der Krallenbildung. Etwa 500 : 1. (Nach 79.)

Die jungen Tardigraden gleichen den Erwachsenen. Zwar bedingt die beschriebene Lage der Speicherzellen bei jungen *Echiniscoides* (vgl. S. 46) einen Unterschied gegenüber den adulten, auch haben junge Echiniscen und Pseudechiniscen nur zwei (Fig. 112) den mittleren Krallen der alten, vierkralligen Tiere homologe Krallen (vgl. S. 25) und besitzen noch nicht alle artcharakteristischen Cuticularanhänge; aber das alles sind Merkmale von Jugendstadien, nicht von Larven, da provisorische Organe fehlen. Weitere Jugendcharaktere sind bei sämtlichen Tardigradenjungtieren ein relativ größerer Kopf und der unausgebildete Zustand der Gonade, die aus kleinen, gleichartigen Zellen besteht und des Receptaculum seminis, soweit dieses vorkommt (*Macrobiotus*, *Hypsibius*). Besonderheiten in der Zahl und der Beschaffenheit der Aufhängebänder der Gonade bei jugendlichen Hypsibien sind bereits beschrieben worden (Fig. 60) (vgl. S. 125). Bezüglich der Zehen- und Krallenzahl der Jungtiere ist für alle Tardigraden Allgemeingültiges nicht zu sagen. Bei *Batillipes* besitzen schon die

Fig. 111. *Macrobiotus hufelandii* ausschlüpfend. Etwa 400 : 1. (Nach 80.)

Fig. 112. *Echiniscus blumi*, die Eischale verlassend. Etwa 600 : 1. (Nach 80.)

jüngsten bekannt gewordenen Stücke 6 Zehen (Fig. 100, 5) (76, p. 527). Bei *Halechiniscus* hätten, falls *Microlyda dujardini* tatsächlich die zugehörige Jugendform wäre (81, p. 39), die Jungtiere weniger Extremitätenendigungen als die Erwachsenen, eine genaue Zahl läßt sich bei der unzureichenden Beschreibung der *Microlyda* nicht angeben; nach einer etwas fragmentarischen Notiz von Richters (151, p. 83), die er später wiederholt (163, p. 37), sollen junge Halechiniscen zwei Zehen und Krallen gegenüber vier der Erwachsenen besitzen. Die Krallenzahl des *Echiniscoides* beträgt im allgemeinen 5—9, selten kommen 10-, ausnahmsweise 11-krallige Stücke vor; 4-krallige, deren Vorkommen behauptet wurde (155, p. 86; 163, p. 37), wurden bei neuerer Untersuchung nicht gefunden (76, p. 498). Über das Verhältnis von Krallenzahl und Körpergröße bei dieser Art gibt die nachstehende Tabelle Aufschluß:

Nr.	Krallenzahl	Länge des Tieres in μ	Länge der Kralle in μ	Länge des Beines in μ
1	5	95	7	14
2	5—6	92	7	16
3	5—6	96	7,5	14
4	6	94	7	17
5	6	102	8	18
6	6	108	7,5	14
7	6	129	7,5	15
8	6	136	8	17
9	6—7	112	8,5	14
10	7	95	7	14
11	7	109	8	17
12	7	119	Häutungsstadium, neue Krallenzahl 9	
13	7	130	Häutungsstadium, neue Krallenzahl 7	
14	8	221	13	23
15	9	105	7	15
16	9	238	10	30
17	9	240	16	27
18	9	255	17	28
19	9	272	14	24
20	9	306	17	34

Im allgemeinen haben die kleineren Exemplare die geringere Krallenzahl, doch zeigt die vorstehende Tabelle, daß diese Regel nicht ausnahmslos gilt. So Nr. 2 im Gegensatz zu Nr. 1, Nr. 10 im Gegensatz zu Nr. 8 und Nr. 15 im Gegensatz zu Nr. 7. *Echiniscoides* häutet sich, nach der absolut, wie auch im Verhältnis zur Zahl lebender Tiere in Helgoländer Material regelmäßig getroffenen, sehr großen Zahl von Häuten zu urteilen, sehr oft, jedenfalls öfter als *Batillipes* oder *Macrobiotus*. Dabei kommt es vor, daß ausnahmsweise die Vermehrung der Krallenzahl dem Wachstum vorauseilt (Nr. 2, 10, 15), wie auch, daß

bei einer Häutung zwei Krallen mehr gebildet werden, als das Tier vor der Häutung hatte (Nr. 12), oder daß die noch unvollständige Zahl von beispielsweise sieben Krallen bei der nächsten Häutung nicht vermehrt wird (Nr. 13). Die Krallenbildung hängt allein von der Sekretion der Krallendrüsen ab (vgl. S. 31), deren jeweils zwischen zwei Häutungen notwendige Sekretansammlung offenbar nicht ausnahmslos mit den die Häutungen bedingenden Ernährungs- und damit Wachstumsverhältnissen korreliert ist. Die Krallenverhältnisse der Jungtiere von *Parechiniscus* gleichen denen der Echiniscen und Pseudechiniscen (vgl. S. 25, 166). Bei den jungen Macrobioten mancher Species sind, wie beschrieben (vgl. S. 26), die beiden Krallen eines Paares graduell weiter voneinander getrennt als bei adulten Stücken derselben Art, oft vereinigt dann nur eine ganz kurze Basalpartie das Krallenpaar (Fig. 17 B). Bei jungen Hypsibien ist der Größenunterschied zwischen äußerer (hinterer) und innerer (vorderer) Kralle noch nicht so ausgesprochen, wie bei Erwachsenen. Die Jungtiere der beiden zuletzt genannten Genera besitzen oft einen mehr kugeligen Schlundkopf gegenüber dem mehr ovalen der Alten und oft kürzere und dickere Einlagerungen als die längeren und schlankeren der adulten Tiere der zugehörigen Species (vgl. fig. 343 B, C). Bei ausschlüpfreifen Embryonen und Jungtieren von *Hypsibius megalonyx* fällt eine im Verhältnis zu den erwachsenen Tieren sehr lange Schlundröhre auf (Fig. 113), außerdem werden relativ große Munddrüsen (186, p. 490) und Krallendrüsen (41, p. 777; 186, p. 490) für junge Stücke dieser Species und des *H. dujardini* beschrieben.

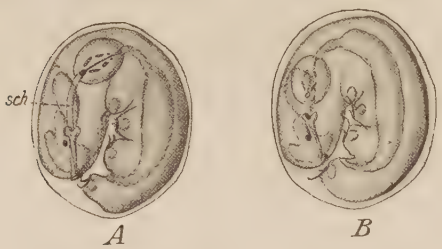


Fig. 113. Embryonen von *Hypsibius megalonyx* (A) und *Hypsibius convergens* (B) im Ei, unmittelbar vor dem Ausschlüpfen, zum Vergleich der Länge der Schlundröhre (*sch*). Etwa 600 : 1. (Nach 80.)

Das Wachstum der Jungtiere hängt namentlich von den Ernährungsmöglichkeiten ab; zwischen den für die schwachen Stilette junger *Hypsibius convergens* bequem anzubohrenden Spirogyren einer Kultur wuchsen beim Ausschlüpfen etwa 100 μ lange Exemplare innerhalb von 3 Wochen bis auf 340 μ heran, in feuchtem *Hypnum* in gleicher Zeit nur bis 130 μ. Nach weiteren sechs Monaten waren diese letzten Stücke 200 μ lang; ihr grüner Darminhalt bewies, daß sie jedenfalls nicht vollständig hungerten. Im allgemeinen wachsen aus dem Ei geschlüpfte Tardigraden auf das Drei- bis Fünffache ihrer Größe heran, legen aber schon eher Eier. So erhielt ich von im Mai 1928 geschlüpften *Hypsibius convergens*-Individuen im Januar 1929 Gelege mit 1—2 Eiern. Die Tiere waren beim Schlüpfen 100 μ lang und maßen

bei der Eiablage nur 225 μ, während die normale Durchschnittsgröße adulter geschlechtsreifer Tiere dieser Species 300—400 μ beträgt. Ob es die Regel ist, daß so wenig weit herangewachsene Exemplare schon Eier legen, oder in schlechten Kulturbedingungen der Grund für die Kleinheit der Tiere und die geringe Eizahl liegt, ist nicht zu entscheiden. Man findet auch in Freilandmoosen zuweilen zwischen Gelegen von normaler Größe und Eizahl solche, die aus wenigen Eiern in sehr kleinen Häuten bestehen, das sind vielleicht die Erstablagen junger Weibchen. Beim Wachstum durchlaufen mehrere Species (*Echiniscus merokensis* forma *suecicus*, *E. spinuloides* u. a.) ein Stadium, das heute noch als das adulte einer anderen Species gilt. Außerdem dauern Wachstum und Häutungen der Tardigraden über den Eintritt der Geschlechtsreife hinaus an. Diese Tatsachen, sowie die große Variationsbreite der Speciescharaktere bei Tieren und Eiern und die dementsprechend schwierige Abgrenzbarkeit vieler Arten haben die Frage

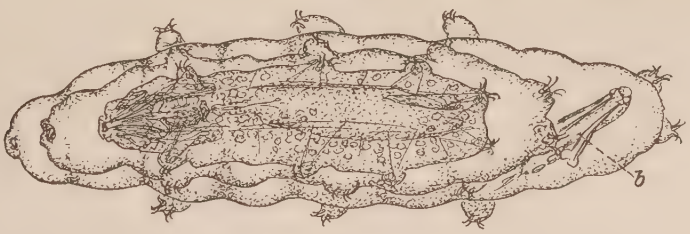


Fig. 114. *Macrobiotus hufelandii*, zweimal nach der Häutung nicht aus den alten Cuticulae befreit. *b* Hartteile des Buccalapparates der zweiten Häutung. Etwa 80 : 1. (Nach 77.)

nahegelegt, ob nicht zuweilen Bastardierungen zwischen zwei Species vorkommen (157, p. 8). Beobachtet worden sind derartige Kreuzungen freilich noch nicht, und es läßt sich aus der Plasticität der Artmerkmale der Tardigraden nur vermuten, daß die Species bei ihnen noch nicht fixiert sind, sondern die Artbildung noch in regem Fluß ist (vgl. S. 255—256). Die Tardigraden wachsen in mehreren Organsystemen (Epidermis, Schlundkopf, Muskeln) durch Zellvergrößerung, nicht durch Zellvermehrung; diese letzte ist bisher nur von den Speicherzellen nachgewiesen (vgl. S. 46). Von den übrigen Organsystemen ist der Wachstumsmodus bisher nicht bekannt.

Im allgemeinen findet nach einer Periode des Wachstums eine Häutung statt, doch kommen auch Häutungen ohne voraufgehendes Wachstum bei hungernden Tieren und als Reaktion auf Schädigungen vor. Daß die Tiere eine Erschwerung oder sogar völlige Verhinderung der Nahrungsaufnahme von einer Häutung zur anderen überstehen, beweist der Fund eines in zwei Häuten steckenden Macrobioten (Fig. 114). Bei der ersten Häutung war das Tier nicht aus seiner alten Cuticula herausgekommen, wie das bei der Eiablage (vgl. S. 161),

aber auch sonst bei Häutungen vorkommt. Das Tier hatte dann ohne die Möglichkeit der Nahrungsaufnahme innerhalb der ersten Cuticula gelebt. Vor der nächsten Häutung hatte es seine Mundteile ins Freie. das war in diesem Fall der von der ersten Cuticula umgrenzte Raum, ausgestoßen (*b*). Die nochmalige Neubildung des Stilettapparates und die Lösung von der zweiten Cuticula gelang ihm noch, es kam aber auch aus dieser nicht heraus, sondern ging schließlich zugrunde. Der Befund beweist auch, daß die Größe hungernder Tiere von einer Häutung zur anderen abnimmt. Die Veranlassung zu einer Häutung ist bei den Tardigraden also nicht rein mechanisch in einer Größenzunahme gegeben, wie das auch die nachstehend beschriebene Häutung nach leichter Schädigung beweist. Setzt man ganz wenig (0,1 ccm) Formol (5% der käuflichen Lösung) zu einer in 5 ccm Flüssigkeit lebenden Tardigradenkultur und läßt es wenige Minuten einwirken, so kontrahieren sich die Tiere sofort ziemlich stark. Bei den meisten ist 24 Stunden später die Cuticula abgehoben, und die Tiere verbleiben, sofern sie nicht ohnehin gerade in Häutung begriffen waren, innerhalb der alten Cuticula bis zur Fertigstellung einer neuen, was durchschnittlich drei Tage dauert. Die dann auskriechenden Tiere sind oft um mehr als die Hälfte kleiner (135 μ) als vorher (315 μ).

Die Zahl der Häutungen eines Tardigradenindividuums im Laufe seines Lebens anzugeben, ist nicht möglich, da es noch nicht gelungen ist, ein Tier vom Verlassen des Eies unter normalen Ernährungs- und Fortpflanzungsverhältnissen bis zum normalen Alterstod zu halten. Wahrscheinlich werden sich für die verschiedenen Species oder eher Genera, die bei den Tardigraden natürlichere Gruppen darstellen, als die Arten, Unterschiede in Alter und Häutungszahlen finden, wie derartiges bei Besprechung des Wachstumes von *Echiniscoides* bereits angedeutet wurde (vgl. S. 167—168). Nach einer älteren Angabe für *Macrobiotus hufelandii*, die hinsichtlich der Lebensdauer (37 Tage) sicher unzutreffend ist, findet die erste Häutung 13, die zweite 30 Tage nach dem Ausschlüpfen statt (170, p. 6). Zu der in der Literatur allgemein vertretenen Ansicht (112, p. 8), daß Echiniscen nach der vierten oder fünften Häutung voll erwachsen, das heißt im Besitz aller Krallen und Körperanhänge sind, die meisten Macrobioten sich sechsmal und die Milnesien fünfmal im Laufe ihres Lebens häuten (123, p. 15—16), paßt Reukauf's Angabe, daß *Macrobiotus dispar* sich alle 4—5 Tage häutet (128, p. 370) wenig. Sei es, daß diese Angabe sich auf Jungtiere in der Periode intensivsten Wachstums bezieht, oder die später (77, p. 352) auf ihre Häutungsverhältnisse hin untersuchten *Macrobiotus hufelandii*, *Macrobiotus dispar* und *Hypsibius oberhaeuseri* in den verwendeten Kulturen nicht unter günstigen Futterverhältnissen lebten, oder daß Reukauf irrt, jedenfalls fanden in meinen Versuchsgefäßen bei den erwachsenen Tieren der genannten

Arten die Häutungen durchschnittlich alle vier Wochen statt. Etwa 6 Tage vor der Häutung wurden die Mundteile ausgestoßen, dann lebte das Tier etwa 1—3 Tage ohne diese, die Neubildung der Stilette dauerte weitere 2—4 Tage, und bis zur Häutung der Cuticula vergingen dann oft noch 1—2 Tage. Im Hinblick darauf, daß dieses Tempo des Häutungsvorganges im einzelnen kaum von den Ernährungsverhältnissen abhängig sein kann, daß außerdem die Tiere im Versuchsgefäß oft 3 Tage allein zur Abstoßung und Befreiung aus der alten Cuticula brauchen, daß sie ferner während der 5—10 Tage vom Augenblick der Ausstoßung der alten Mundteile bis zum Auskriechen aus der alten Cuticula infolge Verschlusses der alten Mundöffnung nichts fressen können, erscheint der Zeitraum einer alle 4—5 Tage wiederholten Häutung desselben Individuums unverhältnismäßig kurz. Rein theoretisch und ohne Gültigkeit für alle Species könnte man unter Zugrundelegung des mit mehr als einem Jahr bisher festgestellten Lebensalters eines Tardigraden (vgl. S. 177) zwölf Häutungen vermuten. Dabei nehme ich, zum Teil durch Beobachtungen unterstützt, an, daß sich die Tiere während der etwa zwei Monate dauernden Jugendperiode viermal und in den folgenden zehn Monaten achtmal häuten.

Bei jeder Häutung sind zu unterscheiden die stets zuerst erfolgende Häutung der Hartteile des Stomodaeums und danach die gleichzeitige Häutung der Cuticula des Körpers, der Krallen und der Rectalauskleidung. Die cuticularen Teile des Vorderdarmes, also Wand der Mundhöhle (Fig. 98 B, *mw*), Mundröhre (*mr*), bzw. Schlundröhre (*sch*), Stilette (*s*) und etwa vorhandene Stiletträger (*st*), Schlundkopfauskleidung (*sl*) und Aussteifung sowie Innenbelag des Oesophagus (*oe*) werden im ganzen ausgestoßen. Die Mundöffnung wird im Augenblick des Durchganges der Stilette enorm gedehnt, wenn auch etwas von dem Kalk an der Stilettbasis gelöst wird, sodaß die Stiletträger an die Mundröhre sich anlegen und dadurch die Stilette selbst kollabieren können. Nach Ausstoßung des Buccalapparates ist das Tier unfähig zu fressen; seine Mundöffnung verschließt sich (Fig. 36, 37, *o*). Nach einer seinerzeit auf solche Stücke gegründeten Gattung und Art *Doyeria simplex* (109, p. 537) wird dieses Stadium als Simplexstadium bezeichnet. Die gesamte Muskulatur des Buccalapparates wird nicht mit ausgestoßen, sondern bleibt an den Stellen erhalten, wo sie sich vor der Häutung befunden hatte, und auch die Neubildung der einzelnen Teile des Buccalapparates erfolgt an den Stellen, wo sich die alten befunden hatten, sodaß die alten Muskeln unmittelbar an die neuen Stilette und Stiletträger herantreten können. Um dieses zu ermöglichen, rücken nach erfolgter Ausstoßung der Mundteile die Munddrüsen rostralwärts (Fig. 115 A) (vgl. S. 81) und umschließen die Muskeln ganz (Fig. 25, Fig. 116) oder teilweise; die am Schlundkopf

entspringenden Retractoren ragen aus den rostral verlagerten Drüsen caudal etwas heraus (Fig. 115B). Stilette und Mundröhre werden von den Speicheldrüsen secerniert, und zwar ist zunächst die Mundröhre

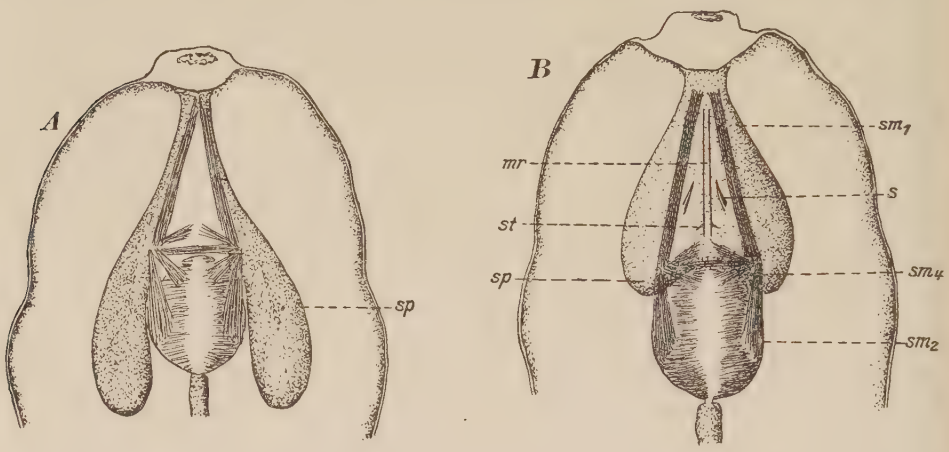


Fig. 115. Simplexstadien von *Macrobiotus hufelandii*, Darstellung des Verbleibs der Stilettmuskulatur. A Anfangsstadium unmittelbar nach Ausstoßung der Hartteile mit caudaler Lage der Munddrüsen (*sp*); B späteres Stadium, die rostralwärts verlagerten Munddrüsen umschließen die Muskulatur. Etwa 200 : 1. (Nach 77.)

als schmaler Streifen in der Mitte der einheitlichen, kegelförmigen Munddrüsenmasse dieses Stadiums erkennbar, dann werden die Spitzen der Stilette und diejenigen Teile der Stiletträger gebildet, die an die Mundröhre anstoßen (Fig. 115B). Schon bevor die Mundröhre fertig gebildet ist, bewegen sich die Stilette innerhalb der Speicheldrüsen (27, p. 323; 140, p. 496). Die Auskleidung des Schlundkopfes und seine Einlagerungen, sowie der Innenbelag des Oesophagus werden nicht von den Munddrüsen aus gebildet. Die Auskleidung des Oesophagus wird von dessen Wandzellen secerniert. Die neuen Schlundkopfstäbchen treten im Schlundkopf, nicht in den Speicheldrüsen (186, p. 495) auf; sie sind, wie die cuticulare Auskleidung des Schlundkopfes. Produkte der zwischen den Schlundkopfmuskelzellen gelegenen Epithelzellen (vgl. Fig. 11). Daß nach beendeter Neubildung der betreffenden Hartteile des Buccalapparates die Speicheldrüsen wieder auseinander und caudalwärts rücken, war bereits gesagt worden. Der

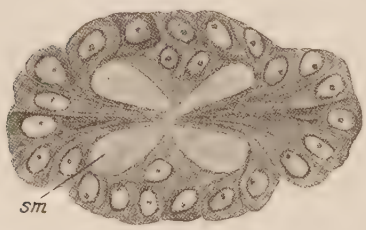


Fig. 116. Querschnitt der Munddrüse von *Macrobiotus hufelandii* zwischen Schlundring und Schlundkopf im Simplexstadium mit den von der Munddrüse umschlossenen Stilettmuskeln (*sm*). Etwa 1000 : 1. (Nach 78.)

neue Buccalapparat bleibt zunächst noch, infolge des Verschlusses der alten Mundöffnung, funktionslos.

Ein bis zwei Tage nach Fertigstellung der neuen Mundteile erfolgt die Häutung der Körpercuticula, der Krallen und des Enddarmes. Die Epidermiszellen (vgl. S. 18) bilden in der zwischen zwei Häutungen liegenden Periode die neue Cuticula so weit vor, daß diese bei beginnender Abhebung der alten bereits fertig ist und die Muskelansatzzapfen der alten Cuticula umgreift. Die im Simplexstadium besonders großen Extremitätendrüsen (vgl. Fig. 11 und S. 35) werden nach Fertigstellung des neuen Buccalapparates zu offenen Taschen, wodurch die neuen Krallen in die neue Cuticula einbezogen werden. Da die sogenannten rostralen Drüsen (vgl. S. 37, 80—81) heute als Ganglien erkannt sind, so erübrigt sich die früher diskutierte Frage, ob sie bei Auskleidung der neuen Mundöffnung oder der Loslösung des Vorderendes von der alten Cuticula wirksam sind (163, p. 15). Vergrößerung der Fläche der alten Cuticula und Verringerung der Oberfläche des sich häutenden Tieres bedingen eine Lockerung zwischen alter und neuer Cuticula (Fig. 36). Die Flächenvergrößerung der alten Cuticula kommt durch eine Wasseraufnahme und alle Falten glättende Quellung der funktionslos werdenden alten Cuticula zustande, die Oberflächenverkleinerung des sich häutenden Tieres durch Defäkation, Eiablage oder Veränderung der Körperform. Das Innere jedes Tardigraden steht unter einem erheblichen Binnendruck, von dem die Kraft, mit der die Beine ausgestreckt werden, sowie die bei den kleinsten Verletzungen unaufhaltsam herausquellende Leibeshöhlenflüssigkeit eine Vorstellung geben können. Eine Verkleinerung seiner Oberfläche kann ein Tier mit hohem, konstantem Binnendruck auf zweierlei Weise erreichen. Entweder das Volumen des Tieres wird vermindert; so ist es bei den zu Beginn der Häutung defäcierenden *Batillipes*, *Echiniscoides*, *Echiniscus*, *Pseudechiniscus* und wahrscheinlich allen übrigen Heterotardigraden. Oder die Körperform wird durch Muskelkontraktionen aus der cylindrischen in eine mehr kugelähnliche Form gebracht, sodaß bei gleichbleibendem Volumen die Oberfläche kleiner wird; so ist es bei den Eutardigraden. Eine Häutung mit gleichzeitiger Eiablage entspricht dem ersten Prinzip der Oberflächenverminderung. Die neue Cuticula löst sich nicht überall gleichmäßig von der alten ab, vielmehr bleibt an den „Klebepunkten" (Fig. 36) (vgl. S. 66), den Ursprungs- und Insertionsstellen der größeren Körper- und Extremitätenmuskeln an cuticularen Zapfen, bei allen Tardigraden der Zusammenhang zwischen dem Tier und der alten Cuticula bis in das letzte Häutungsstadium erhalten. Für die Bewegungsfähigkeit des Tieres ist diese erst spät sich lösende Verfestigung an der alten Cuticula sehr wichtig; die bei Besprechung der Muskulatur dargelegte Gemeinsamkeit der Ursprünge oder Insertionen vieler Muskeln wird hier physiologisch verständlich.

Für die Häutung der Heterotardigraden möge die nachstehende Beschreibung dieses Vorganges bei *Batillipes* als Beispiel dienen. Es wurde ein Tier isoliert, dessen Darminhalt bereits so weit vom Darmepithel gelöst war, daß er in kollabiertem Zustand nur noch den terminalen Blindsack und die beiden letzten Divertikel erfüllte (Fig. 117 B); der übrige Darm war bereits leer und demgemäß farblos (5^h p. m.). Um 6^h kontrahierte sich das Tier innerhalb seiner alten, gequollenen Cuticula und defäcierte in diese hinein (Fig. 117 D). Bis 8^h p. m. strampelte das Tier mit allen Extremitäten ohne bestimmten Rhythmus, wobei die Fäcalmassen zum Teil zertreten wurden. Gleichzeitig arbeiteten stoßweise bohrend die Stilette zur Herstellung einer Auskriechöffnung. Die alte Mundöffnung kann der cuticularen Versteifungen wegen nicht zum Verlassen der alten Cuticula benutzt werden, außerdem ist sie von der Ausstoßung des alten Buccalapparates an verschlossen. Die Auskriechöffnung wird etwas ventral von der alten Mundöffnung gebohrt, an einer Stelle, wo eine Versteifung des bohrenden Tieres nach dorsal gegen die

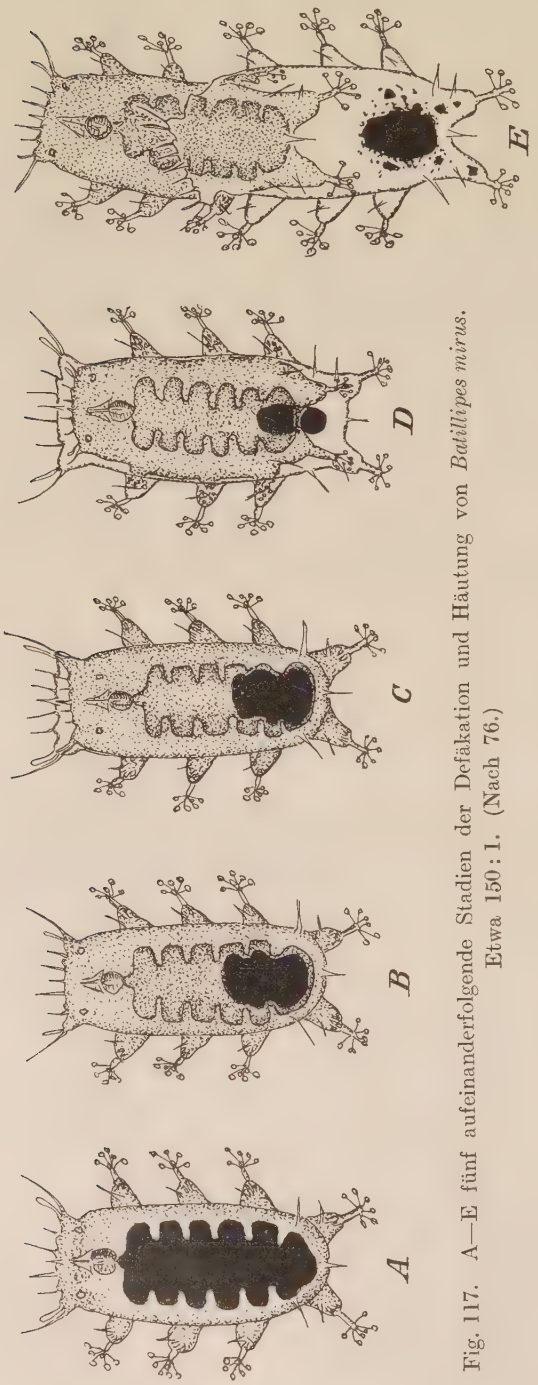


Fig. 117. A—E fünf aufeinanderfolgende Stadien der Defäkation und Häutung von *Batillipes mirus*. Etwa 150 : 1. (Nach 76.)

alte Cuticula möglich ist. In dem hier beschriebenen Fall zwängte sich das Tier um 9^h p. m. aus der Öffnung, die durch den Körper bald erweitert wurde, sodaß der *Batillipes* nach wenigen Sekunden bequem aus seiner alten Hülle, in der die Rectalauskleidung zurückbleibt, heraus schreiten konnte (76, p. 536).

Ähnlich wie bei den Heterotardigraden verläuft die Häutung bei den Eutardigraden, von der fehlenden Defäkation abgesehen. Ihr relativ langes Proctodaeum läßt schon im Simplexstadium erkennen (Fig. 36, 131B *r*), wie sich die alte Rectalauskleidung von der dem Enddarmepithel dicht anliegenden, neuen abhebt. Zur Herstellung einer Öffnung zum Auskriechen aus der alten Haut bedienen sich auch die Eutardigraden vornehmlich des Stilettapparates, und zwar erst dann, wenn alle vier Beinpaare aus der alten Umhüllung heraus gezogen sind; oft sind die drei vorderen Beinpaare früher frei, als das letzte. Mit dem ersten Beinpaar versuchen die Tiere oft, die Wirkung der Stilette zu unterstützen; wie erwähnt, dauerte es in den für diese Beobachtungen angesetzten Kulturen (77, p. 359) oft zwei bis drei Tage von Beginn der Häutung der Cuticula bis zum Freiwerden des Tieres.

c) Regeneration und Lebensdauer

Die Tardigraden sind nach den bisherigen Beobachtungen nahezu regenerationsunfähig; bei jeder Verletzung quillt die Leibeshöhlenflüssigkeit heraus, und der Binnendruck preßt die inneren Organe aus der Wunde. Wenngleich die sehr zähen Tiere noch mehrere Tage mit derartigen bruchsackartigen Ausstülpungen zu leben vermögen, so ist doch auch die geringste, die Cuticula durchdringende Verletzung tödlich, da ein Wundverschluß nicht eintritt. Es scheint, daß auf dieses Fehlen eines Wundverschlußvermögens der gleiche Nachdruck wie auf die Zellkonstanz der Epidermis zur Erklärung der Regenerationsunfähigkeit der Tardigraden gelegt werden muß, denn auch Wunden, die viel kleiner sind, als eine Epidermiszelle, deren Verschluß also eine Neubildung von Zellen nicht erfordern würde, sind letal. Wahrscheinlich sind die Epidermiszellen zu arm an Plasma, als daß die verletzte einen Pfropf in der Wunde bilden könnte. Wenn die Tardigraden oben als nicht völlig regenerationsunfähig bezeichnet wurden, so geschah dies mit Rücksicht auf die nach einer Hungerperiode einsetzende Neubildung von Speicherzellen, die als regenerativer Vorgang zu bezeichnen wäre. Im übrigen werden nur cuticulare Zellprodukte, Hartteile und Auskleidung des Vorder- und Enddarms periodisch abgestoßen und erneuert. Mißbildungen, wie das vermutlich congenitale Fehlen eines Hinterbeines bei einem *Echiniscus canadensis*, dessen vorhandenes Hinterbein in der Mitte des Caudalendes des Tieres saß, werden nicht bei einer Häutung reguliert, während unvollständig neugebildete Cuticularteile bei einer der folgenden Häutungen regulativ

ersetzt werden. Hierher gehört die bereits beschriebene Hemmung mit nachfolgender Regulation in der Krallenbildung bei *Echiniscoides* (vgl. S. 35), die auch bei Eutardigraden beobachtet wurde. Prinzipiell das Gleiche ist es, wenn nach der einen Häutung Krallenmißbildungen aufgetreten sind, die dann bei der nächsten von normalen Krallen ersetzt werden. Derartige Mißbildungen können in dem Fehlen einzelner Krallenelemente liegen, oder es kann die Krallenspitze in der Krallendrüse festsitzen bleiben, wodurch eine abnorme Krümmung der in diesem Falle eine geschlossene Schlinge bildenden, funktionslosen Kralle zustande kommt. Es kann auch eine der Nebenspitzen des Hauptastes der Eutardigradenkralle von der Mitte des Hauptastes,

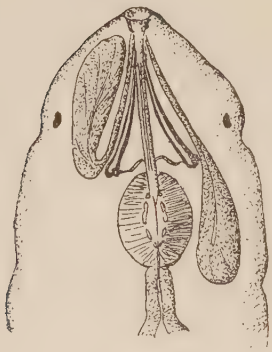


Fig. 118. Knicken einer der Munddrüsen bei *Macrobiotus hufelandii*. Etwa 100 : 1. (Nach 77).

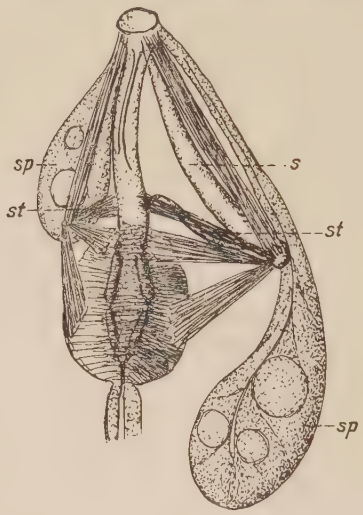


Fig. 119. Einseitig ausgebliebene Stilettneubildung bei *Macrobiotus hufelandii*. Etwa 300 : 1. (Nach 77.)

statt von dessen Spitze ausgehen und anderes mehr. Vorübergehende Umknickungen der Munddrüsen, die bei einer Bewegung entstanden sind (vgl. Fig. 118), können bei einer der folgenden alsbald wieder ausgeglichen werden. Aus unbekannten Ursachen bleibt manchmal eine der Munddrüsen in ihrer Funktion der Neubildung des Stilettes gehemmt und rückt, nachdem sie mit der anderen gemeinsam rostralwärts verlagert worden ist, nicht wieder caudalwärts. Es resultiert daraus eine Asymmetrie der Stilette, wie sie Fig. 119 zeigt. Abgesehen davon, daß ein Tardigrade mit nur einem Stilett auch fressen kann, geht die Munddrüse aus dem funktionslosen Zustand auch wieder in den des normalen Funktionierens über und vermag bei der nächsten Häutung ein Stilett zu bilden und ihre normale Lage wieder einzunehmen. Stilettbrüche, die gelegentlich vorkommen, werden durch Bildung eines neuen Stiletts bei der nächsten Häutung reguliert.

Für eine sichere Beurteilung der Dauer der aktiven Lebenstätigkeit der Tardigraden fehlen bisher die Unterlagen, da, wie oben bemerkt, die bisherigen Haltungsversuche sich noch nicht über die Gesamtlebensdauer der Tiere erstrecken. In meinen Kulturen haben neun Monate alte *Hypsibius convergens*-♀ Eier abgelegt. In erwachsenem Zustand mit Neutralrot gefärbte und in feuchtes Moos gesetzte *Macrobiotus harmsworthi*-Individuen konnten nach sieben Monaten noch wieder erkannt werden. Später verblaßte die Farbe. Diese unter nahezu normalen Bedingungen, das heißt in einem dichten Moosbüschel lebenden Tiere sind jetzt 16 Monate lang aktiv lebenstätig und noch ohne Senilitätserscheinungen. Auch wenn man annimmt, daß ihre vor der Beobachtungszeit liegende Jugend unter günstigsten Ernährungs- und Wachstumsverhältnissen verlaufen ist, müßte man doch die Dauer dieser Jugend mit zwei weiteren Monaten annehmen, sodaß für die genannte Art als Gesamtlebensdauer 18 Monate bis jetzt nachweisbar, bzw. zu errechnen sind. Würden die obenerwähnten, unter ungünstigen Ernährungsbedingungen lebenden Jungtiere von *Hypsibius convergens* die nach 7 Monaten erst bis auf 200 μ herangewachsen sind (vgl. S. 168), in dem gleichen Tempo bis zur normalen Größe dieser Species (etwa 300 μ) wachsen, so würden sie 14 Monate nach dem Schlüpfen ausgewachsen sein. Nimmt man die nachgewiesene Lebensdauer adulter *Macrobiotus harmsworthi*-Individuen, die im Freien unter denselben Bedingungen, wie *H. convergens* leben, hinzu, so erhält man eine aktive Lebensdauer von 30 Monaten. Geht man von Tieren aus, die unter durchschnittlichen Verhältnissen lebend, 6 Monate nach dem Schlüpfen ausgewachsen sind, zehnmal während ihres Lebens auf je $6^1/_2$ Jahre eingetrocknet und dazwischen je 2 Monate lebenstätig waren, so käme man auf Grund dieser theoretisch möglichen Berechnung zu 67 Jahren Gesamtlebensdauer eines Tardigraden. Die Dauer der Ruheperioden übertrifft dabei freilich bei weitem die des aktiven Lebens.

Alterserscheinungen der Tardigraden sind einmal die Beendigung des Wachstums und der Häutungen; beides tritt, wie erwähnt, nicht mit der Geschlechtsreife gleichzeitig, sondern wesentlich später ein. Außerdem gehört hierher die tief dunkelbraune, durch Pigmentablagerungen bedingte, schon vor Eintritt der Geschlechtsreife in den ersten Anfängen erkennbare Farbe vieler Eutardigraden, soweit sie auf der Einlagerung von Stoffwechselschlacken in den Epidermiszellen (vgl. S. 18) beruht und nicht eine Folge von Belichtung ist. Das Auftreten von Vacuolen im Plasma der Körperzellen ist ein Zeichen senilen Verfalls; diese Vakuolen treten freilich auch bei anderen Depressionszuständen, etwa bei experimenteller Überladung der Zellen mit vitalen Farbstoffen auf (77, p. 347). Eine Erscheinung sub mortem, die dem Alterstod voraufgeht oder ihm unmittelbar folgt, ist die bei mehreren

Eutardigraden zu beobachtende violette Verfärbung der Cuticula. Sie wird auf die beim Zerfall der Epidermiszellen freiwerdenden und dann die Cuticula durchtränkenden Alterspigmente zurückgeführt (77, p. 351). Tote Tardigraden sind maximal gestreckt und gequollen.

B. Inaktiver Lebenszustand

1. Anabiose

a) Der Vorgang des Eintrocknens und Wiedererwachens

Die meisten Tardigraden (vgl. S. 201) sind imstande, Trockenperioden im Zustand der Trockenstarre, die auch anabiotischer Zustand oder Anabiose (vgl. S. 282) genannt wird, zu überstehen, ohne eine schützende Hülle auszuscheiden. Die Moosformen, jedenfalls die aus der Reihe der Eutardigraden, etwa *Macrobiotus hufelandii*, an dem BAUMANN seine hier als Grundlage benutzten Untersuchungen über die Morphologie der Anabiose angestellt hat, leben in ihrem aktiven Zustand rings von Süßwasser umgeben, denn ihre ersten Reaktionen auf Wasserverlust treten ein, sobald die sie umgebende Wasserschicht dünner wird, als ihr Körper dick ist. Von diesen Reaktionen, deren Gesamtheit den Vorgang des Eintrocknens bildet, ist die erste eine Verkürzung des Körpers, die durch eine Zusammenziehung der vorderen Körperregion, etwa bis zum dritten Beinpaar, in der Längsrichtung bei gleichzeitiger Verbreiterung zustande kommt. Kopf und Hinterende werden zunächst noch oft eingezogen und wieder gestreckt, dann hört die Lokomotion auf, das Hinterende wird angezogen, der Kopf wird noch abwechselnd eingezogen und ausgestreckt, und die Extremitäten bewegen sich noch lebhaft. Im Experiment auf feuchtem Fließpapier, bei dem das Resultat der Eintrocknung mit dem einer Eintrocknung im Moos übereinstimmt, sind etwa $^3/_4$ Stunden nach dem Aufhören der Lokomotion auch Kopf und Extremitäten eingezogen und wie der gesamte übrige Körper regungslos. Die Eintrocknungsform der Eutardigraden, die sogenannte Tönnchenform, ist einigermaßen kugelähnlich, bietet also den Umweltseinflüssen eine möglichst kleine Oberfläche (Fig. 120 A). Die Echiniscen und Pseudechiniscen verkürzen sich, ziehen die Beine an und krümmen sich in der Longitudinal- wie Transversalrichtung unter Annäherung an die Kugelform so weit ventralwärts ein, wie es ihnen bei ihrer dorsal verstärkten Cuticula möglich ist (Fig. 120 B). Die Eintrocknungsform des *Echiniscoides* ähnelt der der Eutardigraden (Fig. 121); frühere Beobachtungen über gestreckt eingetrocknete Echiniscoiden und Echiniscen (76, p. 494) dürften sich auf Tiere beziehen, die bei Anfeuchtung sich sofort gestreckt hatten, also im sogenannten asphyktischen Zustand (vgl. S. 205) waren. Normal eingetrocknete Eutardigraden weisen nur den Körper umgreifende Querfalten, keine Längsfalten auf, die bilaterale

Symmetrie bleibt erhalten. Die Mundröhre kommuniziert wahrscheinlich während der ganzen Dauer der Trockenruhe mit der Außenwelt, sie ist jedenfalls mit Luft gefüllt (Fig. 120A). Wenn BAUMANN meint (7, p. 523), daß die in der Mundröhre befindliche Luftblase an dem Eintritt in den Schlundkopf durch dessen zusammengepreßte Muskulatur verhindert wird, so ist das wörtlich zu verstehen. Der Schlundkopf der Tardigraden ist im Trockenzustand wahrscheinlich nicht kontrahiert, sondern dieses Organ ist wie die anderen infolge des Wasserverlustes zusammengepreßt; auch die Züge der Körper- und Extremitätenmuskulatur, die BAUMANN für kontrahiert hält (7, p. 529), dürften nur durch Wasserverlust verkürzt sein. Der Mitteldarm der Tönnchenform ist manchmal

Fig. 120A. Dorsalansicht eines unter natürlichen Bedingungen eingetrockneten *Hypsibius oberhaeuseri*-Individuums in Tönnchenform mit einer Luftblase in der Mundröhre. Etwa. 200 : 1.

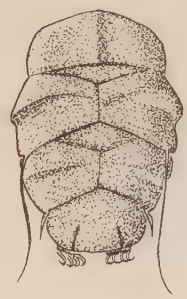


Fig. 120B. Dorsalansicht eines trockenen Tönnchens von *Echiniscus canadensis*. Etwa 300 : 1.

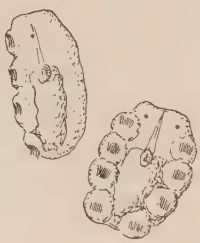


Fig. 121. Eingetrocknete *Echiniscoides sigismundi*, lateral und ventral. Etwa 150 : 1. (Nach 76.)

als grüngelber bis brauner Fleck zu erkennen. Der Oesophagus liegt in einer engen Schlinge und ist im Trockenstadium nicht zu sehen, ebensowenig die Stilette und die Schlundkopfeinlagerungen, da die Leibeshöhlenflüssigkeit so weit eingedickt wird, daß ihr Lichtbrechungsvermögen dem der genannten Teile gleich kommt. Es sind also weder die cuticularen noch die zellulären Elemente des Körpers erkennbar, nur manchmal sieht man die meist unter einer Falte der Cuticula verborgenen Augen. Die Krallen sind bald eingezogen, bald dem Körper dicht anliegend zu sehen. Die spröde und bei Berührungen mit einer Nadel leicht zerbrechende Cuticula glänzt bei Betrachtung der Tönnchenform in trockenem Zustand im auffallenden Licht stark; Poren, wie angegeben wurde (7, p. 513) besitzt sie nicht, vielmehr sind kleine, nicht durchgängige Grübchen in der Cuticula ein spezifisches Skulpturmerkmal des *Macrobiotus hufelandii* (vgl. Fig. 1).

Die Tönnchenform der Eutardigraden ist etwas länger als breit

und nach Baumann wenig breiter als dick. Die Länge ist gegenüber der des aktiven Lebenszustandes um etwa 60% verkürzt, ohne daß die Breite wesentlich zugenommen hätte. Da die Dicke der Tönnchenform nur um etwa 10% erhöht ist, muß eine Volumenverminderung, die nur auf Wasserabgabe zurückführbar ist, bei der Eintrocknung eingetreten sein. Der Annahme eines Wasserverlustes ist zuzustimmen; aber die Verhältnisse von Dicke (Höhe) zur Breite und deren Maße bei der Tönnchenform im Verhältnis zum lebenden Tier stimmen jedenfalls für *Hypsibius oberhaeuseri* mit den von Baumann für *M. hufelandii* gemachten Angaben nicht überein. Bei den *H. oberhaeuseri*-Tönnchen ist eine dorsoventrale Abflachung, namentlich eine ziemlich flache Ventralseite, auch bei normaler, langsamer Eintrocknung in feuchtem Fließpapier und bei Naturfunden unverkennbar. Die dextrosinistrale Achse (die Breite) ist wesentlich länger als die dorsoventrale (die Dicke) (vgl. Fig. 120A), wie das aus der nachstehenden, die Durchschnittsmaße von zehn erwachsenen Tieren im aktiven und im trockenen Zustand gebenden Übersicht hervorgeht.

	Aktiver Lebenszustand	Tönnchenform
Länge (rostrocaudal)	290 μ	90 μ
Breite (dextrosinistral)	90 μ	80 μ
Dicke (dorsoventral)	75 μ	40 μ

Macrobioten, die ohne umgebendes Moos oder ein anderes Medium, das eine allmähliche Eintrocknung bewirkt, auf dem Objektträger frei eintrocknen, nehmen eine irreguläre, mit Längsfalten und unregelmäßigen Querfalten versehene, dorsoventral stark komprimierte Form ohne Metamerie und bilaterale Symmetrie an (Fig. 122). In dem Maße, in dem die Höhe des Wassertropfens sich vermindert, wird das Tier gegen die Unterlage gepreßt, denn die Verdunstung wirkt zunächst besonders von der Dorsalseite des Tieres her, wodurch es lang, breit- und sehr flach wird. Demgegenüber wird von den Moos- oder Fließpapierfasern das Wasser lange festgehalten, und je kleiner der Wasserrest durch Verdunstung wird, um so schwerer läßt er sich den Fasern völlig entziehen. Außerdem umgeben die lockeren Fasern das Tier allseitig, namentlich da es beim Eintrocknen immer mehr in sie hineingezogen wird. So schreitet die Eintrocknung von allen Seiten her einigermaßen gleichmäßig und langsam fort, wodurch eine allzu weitgehende Abplattung vermieden wird, und dem Tier Zeit bleibt, sich normal zu kontrahieren. Echiniscen trocknen auch ohne umgebendes Medium, frei auf dem Objektträger, mit normaler Tönnchenform (Fig. 120 B) ein; die als Platten des Panzers bezeichneten dorsalen und dorsolateralen Verstärkungen bestimmter Bezirke der Cuti-

cula bedingen eine Einfaltung nur der zwischen den Platten gelegenen Teile der Cuticula, sodaß beim eingetrockneten Echiniscen- und Pseudechiniscen-Tönnchen Platte an Platte schließt.

Neuere Versuche lassen erkennen (77, p. 361), daß nicht die Verminderung der Feuchtigkeit, sondern Sauerstoffverminderung die Kontraktion des Tieres zur Tönnchenform auslöst. Werden aktiv lebenstätige Tiere in der bei Besprechung der Untersuchungstechnik geschilderten Weise im Wasser von der Luft abgeschlossen, so nehmen sie Tönnchenform an, und zwar ist diese bei einem Eutardigradenindividuum in etwa 16 cmm Wasser nach etwa 24 Stunden gebildet. Die weiteren Formveränderungen solcher in Wasser bei Luftabschluß gehaltenen Tiere werden in dem auf die Asphyxie bezüglichen Abschnitt beschrieben (vgl. S. 205); hier interessiert zunächst nur die Tatsache, daß Tiere, die sich im Wasser befinden, Tönnchenform annehmen. Daß dabei, wie im Moos, die O_2-Abnahme den Übergang aus dem aktiven Lebenszustand in den anabiotischen Ruhezustand, die Tönnchenform, bewirkt, erläutern die nachstehenden Beobachtungen und Überlegungen. Bei der durch Sonnenwärme verursachten Wasserverdunstung aus einem Moospolster wird das verbleibende Wasser O_2-ärmer, da mit steigender Temperatur die Absorptionsfähigkeit des Wassers für Sauerstoff sinkt. Außerdem fällt auch der Absorptionskoeffizient mit steigender Koncentration der im Wasser gelösten Salze. Es ist dabei nicht an weit überflutete Moose zu denken, bei denen eine Wasserverdunstung als Übergang vom wasserbedeckten zum wasserhaltigen, nassen Moos eine Vergrößerung der Wasseroberfläche und damit eine Anreicherung mit O_2 bedeuten würde. Man muß vielmehr, um beim Austrocknen die O_2-Verminderung zu erkennen, von einem feuchten Moos ausgehen, in dem das Wasser eine maximale Oberfläche bereits hat, und das nun bei stärkerer Besonnung anfängt, trockener zu werden. Das capillar in einem solchen Moos festgehaltene Wasser verliert mit steigender Temperatur und steigender Konzentration an Sauerstoff. Ebenso wird im luftabgeschlossenen Mikroaquarium der Sauerstoff von den Tieren aufgezehrt. Danach kann die gleiche Reaktionsweise der Tiere beim Eintrocknen und beim Aufenthalt unter Luftabschluß nicht befremden. Die Annahme der Tönnchenform bedeutet in beiden Fällen eine Verkleinerung der Oberfläche und damit eine Herabsetzung der Intensität des Stoffwechsels

Fig. 122. Auf dem Objektträger eingetrockneter *Macrobiotus hufelandii*. Etwa 200 : 1. (Nach 7.)

(vgl. hierzu S. 205). Bei jeder normalen Freilandeintrocknung ist der O_2-Mangel die primäre Ursache der Formveränderung austrocknender Tardigraden, neben der die mechanische Wirkung des Wasserverlustes eine sekundäre Ursache ist, die oft gar nicht in Erscheinung tritt. Man findet nämlich in noch relativ feuchten Moosen oft Tönnchenformen von Eutardigraden, denn die Sauerstoffknappheit geht der vollständigen Austrocknung voran und tritt schon mit beginnender Verdunstung ein. Ebenso nehmen in Kulturen mit geringer Wasseroberfläche die Tiere bald, das heißt, sobald ihnen der Sauerstoff knapp wird, Tönnchenform an.

Die in Fig. 123 abgebildeten Tönnchenformen stellen Tiere dar, die im anabiotischen Zustand in Wasser gebracht worden sind. Ihre

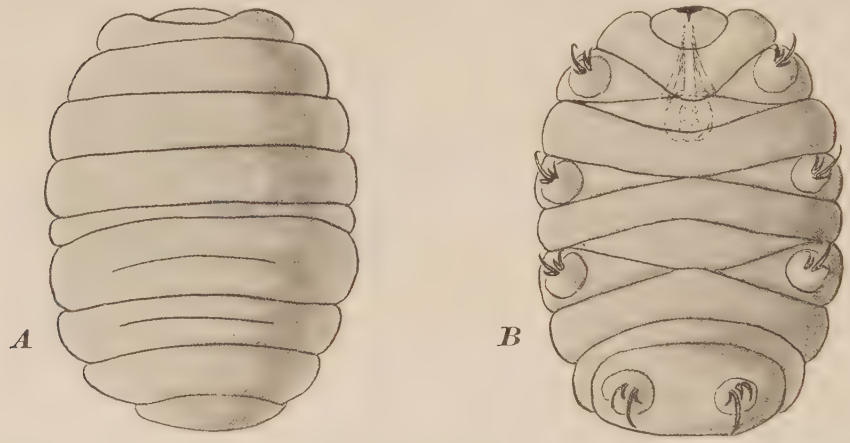


Fig. 123. Dorsal- (A) und Ventralansicht (B) eines in Wasser gebrachten *Hypsibius oberhaeuseri*-Tönnchens. Etwa 200 : 1. (Nach 81.)

Cuticula glänzt dann nicht mehr, und sie quellen im Wasser sofort um etwa 6—8% ihres Volumens auf, wobei die flacheren Falten ausgeglichen und die tieferen um so deutlicher werden. Der Buccalapparat wird in diesem Zustand in dem Maße erkennbar, wie die Leibeshöhlenflüssigkeit sich durch Wasseraufnahme verdünnt. Daß Baumann auf die Übereinstimmung in der Lage der Falten der Tönnchenform und der Körnchenzonen des aktiven Lebenszustandes hingewiesen hat (7, p. 518ff.), war erörtert worden. Ebenso war gesagt, daß nach dem bisherigen Stand unserer Kenntnis aus dieser übereinstimmenden Lage auf die Bedeutung der Körnchenzonen als Schutzeinrichtungen nicht zu schließen ist, und daß die Kausalität der gleichen Lage von Falten und Körnchenzonen in der Topographie der Muskeln gegeben erscheint.

Die erste Körperveränderung des wieder erwachenden Tieres ist an seiner Cuticula wahrnehmbar, da diese aufquillt. Das Wasser durchdringt die Cuticula, wie durch Anfeuchtungsversuche mit einer Neutral-

rotlösung erwiesen wurde, von allen Seiten her gleichmäßig, es gelangt also nicht etwa nur durch Mund und After ins Innere. Bei Tieren, die 24—72 Stunden lang trocken gelegen hatten, wölben sich etwa 5—7 Minuten nach Wiederanfeuchtung (Wassertemperatur nicht angegeben) die Extremitäten langsam vor und heben sich dadurch deutlicher vom Körper ab, ohne jedoch zunächst alle Falten zu verlieren und sich vollständig zu strecken. In dem caudal vom dritten Beinpaar gelegenen Körperabschnitt werden die Falten am Körper zuerst ausgeglichen. Die Luftblase in der Mundröhre verschwindet bald, und zwar scheint sie eingesogen zu werden (7, p. 523). 5—7 Minuten nach der Befeuchtung sind der Oesophagus und bei reifen ♀♀ die Eier zu erkennen; die Speicherzellen sieht man oft eher als die übrigen Organe, sie liegen eng zusammengedrängt und polygonal gegeneinander abgeplattet dicht unter der Epidermis, vor allem lateral, da die Körpermitte durch Darm und Geschlechtsorgane ausgefüllt ist. Ein für *Milnesium tardigradum* charakteristisches Zwischenstadium zwischen Tönnchen- und aktiv lebenstätigem Stadium zeigt Fig. 124. Das Tier ist bis zum dritten Beinpaar noch wie ein Tönnchen gestaltet, während der Körper caudalwärts vom dritten Beinpaar bis einschließlich des letzten Beinpaares vollständig gestreckt ist. Da aktive Bewegung erst einsetzt, nachdem dieses Stadium erreicht ist, muß das Eindringen des Wassers und damit die Quellung der Gewebe an den verschiedenen Teilen des Körpers verschieden schnell erfolgen. Eutardigraden, welche 24—72 Stunden lang trocken gelegen hatten, zeigen 5—20 Minuten, durchschnittlich 13—14 Minuten nach der Wiederanfeuchtung die erste Bewegung. Als Bewegung muß bei dieser Angabe auch eine etwa nur an den Speicherzellen beobachtete gelten, da diese passive Bewegung durch die aktive eines Muskels, vielleicht auf der dem Untersucher abgewandten Seite, verursacht sein muß. Oft sind derartige Speicherzellenbewegungen, oft auch solche der Extremitäten, die ersten beim Wiedererwachen. Zu den Extremitätenbewegungen darf nur Streckung und Einziehung, oder diese beiden in umgekehrter Reihenfolge gerechnet werden, da eine von beiden, Streckung oder Einziehung allein, auch durch Quellung des Gewebes bedingt sein kann. Nach Eintritt der ersten Bewegung lösen sich sofort oder bald darauf die dicht gedrängten Speicherzellen von einander, runden sich ab und werden in der jetzt wieder dünnflüssigen Leibeshöhlenflüssigkeit hin und her bewegt. Dann krümmt sich unter trägen Extremitätenbewegungen das Tier ein, wobei der Oralabschnitt des Kopfes noch in

Fig. 124. Ventralansicht eines Tönnchens von *Milnesium tardigradum* einige Zeit nach der Wiederanfeuchtung. Etwa 50 : 1.

den Augenabschnitt eingezogen bleibt. Bei der dann einsetzenden Lokomotion ist nach Baumann häufig die eine oder andere Extremität noch nicht recht gebrauchsfähig und wird unbewegt mitgeschleift oder ist noch eingezogen. Ich habe bei Tönnchenformen aus dem Freiland derartiges nie beobachtet. Das Gleiche gilt für die folgende Angabe Baumann's: es soll wenige Minuten nach der ersten Bewegung bei dem einen Tier mehr, beim anderen weniger deutlich eine Verfärbung des ganzen Körpers eintreten, der bisher glashell, jetzt einen leicht bräunlichen Ton erhalten soll. Tiere, die nicht irgendwelchen unnatürlichen Einflüssen (Chemikalien im Exsiccator u. ä.) ausgesetzt waren, sollen sehr rasch wieder hell werden, sich dann strecken und lebhafter bewegen. Baumann sieht diese Verfärbung normal eingetrockneter Tiere beim Wiederaufleben als einen Ausdruck der Veränderungen in den Geweben, vor allem der Änderung der Dichtigkeit und des Wassergehaltes an. Nach kurzer Zeit strecken die Tiere den Oralabschnitt aus dem Augenabschnitt heraus, zunächst nur wenig, dann weiter und laufen schließlich vollkommen gestreckt. Die volle Länge erreichen die Tiere nach Baumann's Beobachtungen durchschnittlich nach etwa 33 Minuten. Die einzelnen Phasen des Wiederauflebens, dessen Gesamtzeit man in die Zeit bis zum Eintritt der ersten Bewegung und die von da ab bis zur normalen Beweglichkeit des aktiven Zustands verlaufende teilen kann, zeigen keine Beziehungen zueinander. Bald dauert die erste Phase kürzere, die zweite längere Zeit, bald umgekehrt.

Bei Tieren, die man frei, ohne umgebendes Moos, Filtrierpapier oder ähnliches hat eintrocknen lassen, zeigen sich bei Befeuchtung verschiedene Abweichungen von dem normalen Vorgang des Wiederauflebens. Zunächst tritt die erste Bewegung bei solchen Tieren zuweilen sehr früh, zuweilen aber auch sehr spät auf, für Tiere, die 24 bis höchstens 72 Stunden lang trocken gelegen hatten, gibt Baumann als Extreme 2—67 Minuten an, gegenüber 5, meist 7—20 Minuten bei normal eingetrockneten. Der Zeitpunkt des Eintritts der vollen Beweglichkeit wird bis zu 6 Stunden nach der Anfeuchtung verzögert, gegenüber maximal 25 Minuten bei normalen Tönnchenformen. Oft werden die anomal getrockneten Tiere überhaupt nicht aktiv lebenstätig, sondern werden manchmal gleich nach Befeuchtung, manchmal nach einigen Bewegungen, asphyktisch oder erweisen sich bei Zufügung des Wassers als abgestorben oder sterben, nachdem sie sich erst noch etwas bewegt haben. Wenn auch der histologische Befund keine Unterschiede zwischen den Zellen normal und abnorm eingetrockneter Tiere erkennen läßt (7, p. 528), so liegt doch zweifellos in der freien Eintrocknung eine Schädigung. Zerrungen und Überstreckungen können bei den durch den Wasserverlust verkürzten Muskeln nachteilig wirken. Die häufig beobachteten Stilettbrüche bei den anomal eingetrockneten

Tieren werden von Individuen, die wieder voll lebenstätig werden, durch eine alsbald einsetzende Ausstoßung und Neubildung der Hartteile des Buccalapparates reguliert. Obwohl Baumann darüber nichts sagt, ist, da die Mundöffnung sich im Simplexstadium verschließt, anzunehmen, daß der Erneuerung des Buccalapparates eine Häutung der Cuticula folgt. Es erscheint vorstellbar, daß auch in der Natur der abnorme Eintrocknungsmodus vorkommt, wenn Tiere, etwa durch Regen, aus ihrem Moospolster gespült und auf kahles Gestein verschwemmt werden, dort liegen bleiben und eintrocknen.

b) Wiederholtes Eintrocknen und Dauer der Trockenperiode

Beliebig oft vermögen die Tardigraden im Laufe ihres Lebens anscheinend nicht einzutrocknen, freilich haben alle Untersucher bei den wiederholten Eintrocknungsexperimenten die Zeit des aktiven Lebens zwischen zwei Trockenperioden zu kurz bemessen, weil sie die Tiere nicht unter natürlichen Bedingungen halten konnten (7, p. 532). Namentlich die alle Viertelstunden wiederholten Austrocknungen entsprechen nicht den von Broca so treffend erkannten (vgl. S. 281) ökologischen Freilandsbedingungen, wo Sand und Moos, die das Tier umgeben, als Regulatoren wirken, indem sie bei vorübergehenden Schwankungen des atmosphärischen Wassergehaltes bald feuchtere Luft an sich ziehen, bald Feuchtigkeit abgeben und so das Gewebe des Tieres vor einer kontinuierlichen chemischen und mechanischen Beanspruchung bewahren. Die Versuche müßten mit Stücken wiederholt werden, die durch Neutralrotfärbung markiert zwischen zwei Austrocknungsversuchen im dichten Moospolster je eine Woche lang aktiv lebenstätig wären. Die bisherigen Resultate stammen von Tieren, die entweder ganz schnell hintereinander ausgetrocknet (70, p. 153 bis 155; 7, p. 532) oder nach jedem Wiedererwachen durchschnittlich 2 Tage lang im Wasser, offenbar mit Moos, belassen wurden (116, p. 208). Wenn Rahm meint, den Tieren im Wasser mit Moos reichlich Nahrung zur Verfügung gestellt zu haben (118, p. 467), so ist das nicht richtig. Wie in der Technik der Tardigradenhaltung betont wird (vgl. S. 267), bedeutet jede Verringerung der Moosdichte, bei der die Tiere optisch erreichbar werden, für sie eine wesentliche Verschlechterung der Ernährungsbedingungen. Es ist freilich noch nicht erwiesen, ob die Möglichkeit, frische Nahrung in ausreichender Menge zwischen zwei Trockenperioden aufzunehmen, bedeutsam ist für die Fähigkeit, die anschließende Trockenperiode auszuhalten. Lance, der innerhalb von 2 Tagen seine Versuche an wenigen Macrobioten und Hypsibien anstellte (70, p. 154—155), kam zu maximal 14 überlebten Austrocknungen; Baumann, dessen Macrobioten zwischen zwei Austrocknungen je 15 Minuten aktiv lebenstätig waren (7, p. 532), zu maximal 11, Rahm zu 8. Soweit die bisherigen Versuche darüber ein

Urteil erlauben, wächst mit der Zahl der aufeinander folgenden Trockenperioden auch die Zeit bis zum Eintritt der ersten Bewegung. Auch läßt bei den späteren, etwa der 5.—7. Eintrocknung, die Kontraktionsfähigkeit des Körpers in der Längsrichtung nach, namentlich das Hinterende und die Extremitäten können dann nicht mehr eingezogen werden. Diese letzte Angabe gilt offenbar nur für Baumann's zu schnell hintereinander eingetrocknete Macrobioten (7, p. 536), nicht für die Milnesien Rahm's, die längere Zeit zwischen zwei Trockenperioden lebenstätig waren (118, p. 470). Beide Beobachter stimmen darin überein, daß nach wiederholten Eintrocknungen die Tönnchenform im ganzen unregelmäßiger, namentlich eckiger, wird. Daß erwachsene Tiere (70, p. 153, 196) ganz allgemein langsamer als Jungtiere erwachen, ist nicht sicher erwiesen; es ist freilich zu erwarten, da die adulten Tiere im Freiland wahrscheinlich schon einen häufigeren Wechsel zwischen Trockenheit und Feuchtigkeit erlebt haben als die Jungtiere. Dazu würde auch Rahm's Angabe passen, daß Jungtiere öfter auszutrocknen vermögen, als erwachsene (119, p. 80). Im allgemeinen haben die Untersucher mit ausgewachsenen Stücken gearbeitet. Die Echiniscen sind im Experiment am empfindlichsten gegen wiederholtes Eintrocknen, unter den Eutardigraden die Milnesien am widerstandsfähigsten (118, p. 467). Diese angebliche Empfindlichkeit der Echiniscen paßt gar nicht zu ihrem Freilandvorkommen, oft an besonders trockenen Stellen, wo nur der Tau auf kurze Zeit das Moos benetzt. An solchen Biotopen müßte beobachtet werden, ob die Tiere bei so vorübergehender Befeuchtung nicht aus der Trockenstarre erwachen oder doch einen häufigen Wechsel von aktivem und ruhendem Lebenszustand aushalten. Es dürfte freilich sehr schwer sein, die Tiere in dem halbfeuchten Moos ohne Zusatz von Wasser erkennbar zu machen.

Neben der noch nicht gelösten Frage, wie oft die einzelnen Species in verschiedenem Lebensalter und in ihrem gesamten Leben auszutrocknen vermögen, steht die zweite Frage, wodurch eine nach den Experimenten doch offenbar vorhandene Grenze für die Lebensfähigkeit nach wiederholter Trockenstarre gezogen wird. Da das „Vorleben" der Versuchstiere in Ermangelung von Zuchten nicht bekannt ist, lassen sich darüber nur Vermutungen äußern. Hunger bestimmt die Grenze wahrscheinlich nicht, denn es wurden bald Tiere in gutem Ernährungszustand verwendet, deren Darminhalt keine merkbare Abnahme oder Verfärbung während der Trockenstarre zeigte, bald Tiere mit leeren Därmen, die nicht weniger Austrocknungen zu überstehen vermögen, als die gut genährten (7, p. 536) (vgl. hierzu jedoch die Bemerkung über die Speicherzellen S. 189). Die von Baumann beobachteten histologischen Veränderungen betreffen zuerst die Zellen der Epidermis (7, p. 538), dann aber auch die der übrigen Organe mit Aus-

nahme der Muskeln und Nerven. Die gesamten Schädigungen bei wiederholtem Eintrocknen faßt er zusammen 1. als steigende Unfähigkeit der Tiere, sich zu kontrahieren, 2. Verminderung der Lichtreflexion auf der Oberfläche und steigende Durchsichtigkeit des Tönnchens, 3. unregelmäßiges Aufquellen nach Befeuchtung, 4. Abflachung und Verquellung der Epidermiszellen, Faltung des Schlundkopfes, Eckigwerden der Speicherzellen und zuletzt Auflösung des epithelialen Verbandes der Darmzellen. Baumann glaubt, daß in diesen Schädigungen eine zu weitgehende Austrocknung zum Ausdruck kommt. Der in seinen Versuchen während der aktiven Lebensperiode herrschende Mangel an frischer Nahrung verhindere die Tiere an der Bildung eines Stoffwechselproduktes, das normalerweise als Sekret der Epidermiszellen durch Poren der Cuticula nach außen abgegeben werde und wie eine Gallerte den Körper vor Austrocknung schützen soll. Weder Poren (vgl. S. 4), noch ein derartiges Sekret sind nach meinen Beobachtungen vorhanden; das wiederholte Eintrocknen und Aufquellen beeinträchtigt das Wasserregulationsvermögen der Zellen, bis dieses schließlich ganz verloren geht. Die Durchlässigkeit der Cuticula erscheint nach den genannten Anzeichen der Schädigung ebenso gestört, wie die Quellbarkeit des Zellplasmas.

Beliebig lange können die Tardigraden nicht in der Trockenstarre verbleiben; nach den neuesten, zuverlässigen Feststellungen (8, p. 2) blieben bei etwa 15° C lufttrocken liegende Tönnchen von Macrobioten $6^1/_2$ Jahre lang lebensfähig, nach 8 Jahren Trockenruhe angefeuchtete erwachten nicht mehr. Richters gibt an, daß *Macrobiotus coronifer* im Gegensatz zu *Echiniscus blumi* und *Milnesium tardigradum* eine $2^1/_2$jährige Trockenperiode nicht übersteht (144, p. 126) und meint, daß diese geringe Widerstandsfähigkeit die beschränkte Verbreitung des *Macrobiotus coronifer* bedinge. Daß die verschiedenen Echiniscoiden- und Eutardigradenarten und wahrscheinlich auch Populationen derselben Species von verschiedenen Lokalitäten verschieden widerstandsfähig sind, ist anzunehmen, aber über diese mit der Untersuchung der natürlichen Existenzbedingungen der Tardigraden korrelierte Frage ist nur wenig bekannt. Hierher gehören die oben über die Echiniscen und die Milnesien angeführten Bemerkungen Rahm's (118, p. 462) (vgl. S. 186), sowie Heinis' Versuchsergebnisse bei wiederholtem Einfrieren aktiv lebenstätiger Tiere (56, p. 60ff.) (vgl. S. 233), schließlich auch die im folgenden erörterte Austrocknungsunfähigkeit der sogenannten Wassertardigraden. Aber aus einer Beobachtung an einem Moospolster, wie Richters sie anstellte, kann man nichts Definitives über das Austrocknungsvermögen einer bestimmten Species erkennen; die Verbreitung des *Macrobiotus coronifer* ist übrigens nach dem heutigen Stand der Kenntnisse zwar noch unterbrochen, aber keineswegs eng begrenzt (vgl. S. 450). Daß auch individuelle Unter-

schiede bezüglich der Schnelligkeit des Wiedererwachens bei den Angehörigen derselben Species aus demselben Moos bestehen, kann man bei jeder Befeuchtung eines trockenen Mooses beobachten, ohne in Alter, Geschlecht oder Ernährungszustand einen Grund hierfür angeben zu können. Einen Unterschied zwischen einigen Species zeigt die folgende Übersicht (112, p. 12), in der nicht die absoluten Zeiten von Interesse sind, sondern das Fehlen eines konstanten Verhältnisses zwischen den einzelnen Arten und der von ihnen zum Aufwachen benötigten Zeit.

	Dauer der Trockenruhe	
	10 Monate	$13^1/_2$ Monate
Echiniscus blumi juv.	6 Min.	23 Min.
Echiniscus blumi sen.		25 Min.
Macrobiotus hufelandii	4 Min.	—
Hypsibius oberhaeuseri	—	20 Min.
Milnesium tardigradum	105 Min.	60 Min.

Bei den Tönnchen von Macrobioten, die $6^1/_2$ Jahre lang lufttrocken gelegen hatten, wurde die erste Bewegung etwa 4 Stunden nach der Anfeuchtung beobachtet. Die Angaben der verschiedenen Untersucher über die Zeit, welche Tiere nach Trockenperioden von verschiedener Länge brauchen, um nach Benetzung zum manifesten Leben zurückzukehren, sind wohl deshalb nicht eindeutig, weil bald die erste Bewegung, bald die vollständige Streckung, bald die volle Beweglichkeit als Augenblick des „Erwachens zum Leben" bewertet worden sind. Soviel ist aber aus den Versuchsprotokollen zu erkennen, daß die Tiere im allgemeinen, je länger die Trockenstarre gedauert hat, um so mehr Zeit brauchen, wieder aktiv lebenstätig zu werden, und daß die Fähigkeit des Wiederauflebens erlischt, wenn die Eintrocknung länger als 7 Jahre dauert.

Über die Ursache dieser Grenze gehen die Ansichten auseinander. Nach Baumann ist sie nur erklärbar, wenn man annimmt, daß der Stoffwechsel, wenn auch verlangsamt, in der Anabiose weitergeht, und bei einer solchen „vita minima" die Reservestoffe nach Ablauf von 7 Jahren erschöpft sind (8, p. 4). Dieser Annahme wird entgegengehalten (119, p. 80), daß eine Verminderung der im Darm befindlichen Nährstoffe und die bei der Verdauung im aktiven Lebenszustand bemerkbare Farbveränderung des Darminhaltes bei 8 Monate lang trocken gewesenen Tieren nicht zu sehen sind und ferner, daß Tiere mit leerem Darm ebenso lange, wie solche mit vollem in der Anabiose verharren können und nach Befeuchtung ebenso schnell wie jene wieder erwachen (7, p. 545—546). Rahm vertritt auf Grund seiner im folgenden erörterten Versuche mit Sauerstoffentziehung und tiefen

Temperaturen in allen seinen Arbeiten, mit Ausnahme der Dissertation (112, p. 17—18), die Ansicht, daß in der Anabiose der Stoffwechsel stillsteht, hält also die trockenstarren Tiere im Sinne von Preyer, Claude Bernard und Pflüger für leblos aber lebensfähig (vgl. S. 282). Als Erklärung für die Existenz einer Grenze der Lebensfähigkeit anabiotischer Tiere nimmt Rahm einmal Schädigungen durch Verletzungen, durch Schwankungen des Feuchtigkeitsgehaltes der umgebenden Luft und durch Bacterien an, oder Plasmaveränderungen (113, p. 990; 118, p. 472). Verletzungen dürften leicht durch eine entsprechende Aufbewahrung der Tönnchenformen auszuschließen sein, ebenso die hygrometrischen Oscillationen durch Aufbewahrung der Tiere in zugeschmolzenen Glasröhren. Daß die Bacterien immer erst nach einer bestimmten Zeit ihre letale Wirkung ausüben, ist unwahrscheinlich. Die dem Sinne nach bereits von Broca geäußerte Vermutung, daß die Hysteresis der Plasmakolloide zum Tode führen kann, ohne daß sich die Organe bei ihrer Arbeit verbrauchen, ist nicht zu widerlegen. Da Rahm's bisherige Experimente nicht, wie er gemeint hat, die Existenz einer „Vita minima" in der Anabiose ausschließen, wird Broca's Gedanke von dem Altern der Kolloide künftig die einzige, weder bewiesene, noch widerlegte Stütze für die Hypothese vom Stoffwechselstillstand in der Trockenstarre sein. Ehe man diese Hypothese annimmt oder verwirft, wird man die Frage stellen, ob Anzeichen für die Existenz eines Stoffwechsels in der Anabiose vorhanden sind, und wenn solche Anzeichen fehlen, ob überhaupt die für den Stoffwechsel notwendigen Bedingungen in der Trockenstarre vorhanden sind.

Die erste Frage ist noch nicht endgültig verneint, denn in morphologischer Hinsicht scheint mir die Trockenstarre noch nicht ausreichend erforscht zu sein. Man vermißt nämlich genauere Angaben über etwaige Veränderungen in den Speicherzellen, die nur gelegentlich erwähnt werden (119, p. 81). Die schon Ehrenberg bekannte Tatsache, daß der Darminhalt keine Abnahme oder Verfärbung auch nach monatelanger Trockenruhe zeigt, wird von allen Untersuchern mit Nachdruck wiederholt, aber damit ist doch nur bewiesen, daß von Verdauung und Resorption während der Anabiose nichts zu sehen ist. Ob die bereits vor Eintritt der Trockenstarre verdauten und resorbierten und in den Speicher- und Epidermiszellen oder in freien Reservestoffanhäufungen in der Leibeshöhle deponierten Vorräte während der Anabiose verbraucht werden, ist nicht sicher bekannt. Baumann gibt an, daß nach 22 Monaten Trockenzustand keine Abnahme der durch Sudan färbbaren, also fettartigen Substanzen in den Speicherzellen festgestellt werden konnte (4, p. 75), meint aber mit Recht, daß durch diese Beobachtung über einen etwaigen Verbrauch der Reservestoffe während der Anabiose noch keine endgültige Klarheit geschaffen worden ist. Nachdem bisher Tiere

mit vollem und leerem Darmtractus auf ihre Widerstandsfähigkeit gegen langdauernde Austrocknung miteinander verglichen worden sind, müßten auch Tiere mit nährstoffbeladenen, zahlreichen Speicherzellen und solche mit wenigen hyalinen verglichen werden. Es ist aber nicht wahrscheinlich, daß man auf diesem Wege eine eindeutige Lösung für die Frage nach der Existenz eines Stoffwechsels in der Anabiose erhalten wird, denn der Verzicht auf die Leistungen des aktiven Lebenszustandes bedingt in der Trockenstarre vielleicht einen so minimalen Energieverbrauch, daß er, zumal an den für quantitative Untersuchungen ungeeigneten Objekten nicht nachweisbar ist.

c) Vakuum-, Exsiccator- und Temperaturversuche

Die zweite zu stellende Frage ist die, ob in der Anabiose die für den Stoffwechsel notwendigen Bedingungen vorhanden sind. In vollständigerer Weise als es in älteren Versuchen möglich war, hat Rahm, mindestens vorübergehend, den Tieren in der Anabiose den Sauerstoff durch Herstellung eines Vakuums entzogen (116, p. 198). Für die Dauer von 24 Stunden ist ein vollständiges Vakuum hergestellt worden, und für die bis 7 Monate dauernde Aufbewahrung der Tiere wurde ein sauerstofffreier, nur verdünnten Wasserdampf enthaltender Raum hergestellt, wie das aus der Beschreibung des komplizierten Versuches hervorgeht (113, p. 990, fig. 1). Eine Schädigung der trockenstarren Echiniscen, Macrobioten und Milnesien trat nach einem 7 Monate langen Aufenthalt im Vakuum nicht ein, während in den ersten Stickstoffversuchen Rahm's (112, p. 17) alle Tiere abgestorben waren. Diese Schädigung führt der Untersucher nicht, wie anfangs, auf den Mangel an O_2, sondern auf die zur Reinigung des Stickstoffs verwendeten Chemikalien zurück. Versuche, bei denen die Tiere noch während des Austrocknungsvorganges in das Vakuum gebracht wurden, und dann bei Wiederbefeuchtung Schädigungen zeigten, erweisen nicht eine Wirkung des O_2-Mangels in der Anabiose, sondern zeigen die Folgen zu schneller Wasserentziehung, wie beim freien Eintrocknen der Tiere auf dem Objektträger (70, p. 168). In reinem Heliumgas, das bei — 269° C aus flüssigem He gewonnen wurde und in Wasserstoffgas, das man durch Verdampfen flüssigen Wasserstoffs erhielt (116, p. 201, 203), also in sauerstofffreien Medien 7 bzw. 4 Monate lang aufbewahrte Tönnchenformen erwachten bei Anfeuchtung. Bereits Lance (70, p. 183), dessen Versuche mit N, CO_2 und SO_2 allerdings keinen eindeutigen Beweis lieferten, daß die anabiotischen Tardigraden von O_2 unabhängig sind (namentlich von den mit SO_2 behandelten Tönnchen erwachte kein einziges, sondern sie waren offenbar vergiftet), gelangte zur Annahme einer anaeroben Atmung der anabiotischen Tardigraden (70, p. 189). Dasselbe nimmt Baumann an (7, p. 554), nachdem er die Tiere im Zustand der Trockenstarre gegen CO_2, H_2S und leucht-

gashaltige Luft unempfindlich gefunden hat. Sofern überhaupt ein Stoffwechsel während der Anabiose stattfindet, ist dies sehr wahrscheinlich ein anaerobiotischer. Nach etwas fragmentarischen Beobachtungen (169, p. 549), die bei Erörterung der Asphyxie noch erwähnt werden sollen (vgl. S. 209), scheint das Vorhandensein von Sauerstoff für die Rückkehr der Tardigraden aus dem anabiotischen Zustand in den aktiv lebenstätigen notwendig zu sein.

„Corpora non agunt, nisi soluta." Während der Sauerstoff von den Anaerobiotikern unter den Organismen entbehrt werden kann, ist das Vorhandensein von Wasser für die Stoffaufnahme und Abscheidung seitens der Zellen eine unerläßliche Bedingung. Baumann hat Tönnchenformen von Macrobioten, die in normaler Weise zwischen Moos eingetrocknet waren und bei + 15° C 8 Tage bis 8 Monate lang im Moos bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 45% trocken gelegen hatten, unter dem Deckglas zerquetscht (7, p. 543). Er gibt an, daß die durch die platzende Cuticula herausgespritzten Tröpfchen sich nicht mit Olivenöl, dagegen glatt mit Wasser mischen, und Rahm bestätigt diese Angabe (119, p. 81). Nach eigenen Versuchen können die aus den zerquetschten Tönnchenformen herausgespritzten Tröpfchen kein Wasser, oder höchstens zum kleinsten Teil wässerig sein. Sie verdunsten nicht im Laufe so weniger Sekunden, wie es entsprechend kleine, künstlich herstellbare Wassertröpfchen tun, sondern bleiben als Tröpfchen stehen, auch wenn man Wasser zusetzt und dieses zugesetzte Wasser wieder verdunsten läßt. Es ist gar keine Frage, daß die Tönnchenformen der Tardigraden, sowohl die lufttrocknen, wie auch die im Exsiccator getrockneten, Wasser enthalten. Das ist erstens Wasser als Lösungsmittel der reagierenden Stoffe, das Konstitutionswasser und zweitens Quellungswasser, das den Quellungszustand der Biokolloide erhält.[1]) Beides ist durch den Quetschversuch nicht nachweisbar, sondern bei diesem handelt es sich um etwa vorhandenes, tropfbar flüssiges Lösungswasser. Auf Grund meiner Versuche ist das Vorhandensein größerer Mengen von Lösungswasser bei den eingetrockneten Tieren, wenigstens soweit die Leibeshöhlenflüssigkeit in Frage kommt, unwahrscheinlich geworden; es kann freilich auch derartiges Lösungswasser, capillar festgehalten, als Depotwasser in Vacuolen des Protoplasmas vorhanden sein (Pütter, l. c., p. 367). Die zwischen Baumann's und meinen Versuchen bestehende Divergenz erscheint nicht sehr bedeutsam, da Baumann beim Zerquetschen von Tieren, die unter den geschilderten Bedingungen, aber frei auf dem Objektträger eingetrocknet waren, keine Flüssigkeit hervorspritzen sah (7, p. 543), und diese Tiere zwar Unregelmäßigkeiten beim Wiedererwachen zeigen,

[1]) Pütter, A., Allgemeine Lebensbedingungen (p. 322—406) in: Bethe, A., Handb. norm. u. pathol. Physiol., Bd. 1 (1927), p. 365.

aber doch kein vollständiges Versagen der Fähigkeit, in den aktiven Lebenszustand zurückzukehren. Die Möglichkeit eines Stoffwechsels in den ausgetrockneten Tönnchen ist auch durch Exsiccatorversuche nicht auszuschließen, da das chemisch und physikalisch gebundene Wasser, also das Konstitutions- und Quellungswasser und auch etwa vorhandenes Depotwasser auf diese Weise dem Tiere nicht entzogen wird. Die Exsiccatorversuche sind deshalb bedeutsam, weil sie zeigen, daß die Austrocknung kein indifferenter Vorgang für die Tiere ist, wie das freilich auch aus ihrer Unfähigkeit hervorgeht, unbegrenzt lange in der Trockenstarre lebensfähig zu bleiben. Rahm meint (118, p. 461), daß die Trockenstarre als solche an den Organismus hohe Anforderungen stellt, daß sie aber „als periodischer Wechsel der gesunden Entwicklung dieser Tiere eher dienlich als hemmend" sei, und man den in feuchtem Medium gehaltenen Tieren „die Möglichkeit verschaffen muß, in Anabiose zu fallen" (119, p. 80). Auch Cuénot gibt an, daß die Austrocknung für Moostardigraden eine Notwendigkeit sei (22a, p. 372). Wenn Rahm nicht an eine Stimulation durch den Wechsel von Feuchtigkeit und Trockenheit, namentlich bei der Anfeuchtung des Trockenstadiums denkt, ist seine Auffassung nicht verständlich, denn eine hohe Anforderung bedeutet hohe Leistung und entsprechend intensive Abnutzung der Organe. Die bisherigen Versuchsergebnisse mit wiederholten Eintrocknungen deuten nicht darauf hin, daß die Wiederbefeuchtung nach der Trockenruhe stimulierend wirkt, wenngleich Heinis in Analogie zu dem, was Dobers bei den Bdelloiden gefunden hat[1]), auch für die Tardigraden in dem Wechsel zwischen aktivem Leben und Anabiose eine Stimulation zu sehen meint (62, p. 18). Ob tatsächlich Tiere, die periodisch feucht und trocken gehalten werden, häufiger und im ganzen mehr Eier ablegen (118, p. 463—464) als gleich alte, aus demselben Moos stammende Tiere der gleichen Art, die dauernd feucht gehalten werden, wäre noch experimentell zu prüfen. Wenn die Austrocknung als eine Erholung der unter ungünstigen Kulturbedingungen gehaltenen Tiere, etwa als Entziehung des reichlich aufgenommenen Wassers für ihr Weiterleben notwendig wäre, so würden Tardigraden wohl kaum über ein Jahr lang ohne Senilitätserscheinungen in feuchtem Moos aktiv lebenstätig bleiben. Wenn im anabiotischen Zustand die etwa während des aktiven Lebens in allen Zellen angehäuften Schlacken allmählich von den spezifischen Exkrete speichernden oder ausleitenden Zellen (Epidermis, Vasa malpighii) aufgenommen würden, und auf diese Weise eine Erholung der Tiere im Ruhezustand zustande käme, so wäre damit ein Stoffwechsel in der Anabiose bewiesen, dessen Existenz Rahm ja gerade bestreitet (113,

[1]) Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr., Suppl. zu Bd. 7 (1915), p. 93ff. Die Bedeutung der Carotinoide für die vermehrte Produktion von Eiern nach Trockenperioden ist oben erwähnt worden (vgl. S. 21, Anm.).

p. 990; 118, p. 472; 119, p. 81). Es ist aber das Vorhandensein oder Fehlen des Stoffwechsels in der Anabiose nicht bewiesen, und deshalb weiß man auch nicht, ob die Dauer der Trockenstarre selbst oder Zustandsänderungen der Kolloide zum Tode führen. Das Außerordentliche in der Leistung des Tardigradenorganismus, im anabiotischen Zustand eine Wasserentziehung bis zum Gleichgewichtszustand mit der umgebenden Luft aushalten zu können, sei hier nachdrücklich betont, der üblichen Darstellung gegenüber, daß die Tardigraden von ihrer Cuticula vor „Austrocknung" geschützt, Trockenperioden überleben. Der Prozentsatz der Mortalität der Tiere bei Austrocknungsversuchen von etwa 14 Tagen Dauer ist größer, als wenn man Tardigraden ebenso lange in feuchtem Moos aktiv lebenstätig hält, wobei sie doch ihre Organe abnutzen. Die Gründe hierfür sind nicht bekannt, sie liegen vielleicht nicht so sehr in der Anabiose selbst, als in Schwierigkeiten der Regulierung des Wasserhaushaltes und Stoffwechsels beim Übergang aus dem anabiotischen in den aktiv lebenstätigen Zustand. Hierfür spricht, daß angefeuchtete Tiere nicht selten nach den ersten Bewegungen absterben (7, p. 551—552). Die Tatsachen, daß irreversible Schädigungen bei wiederholter Austrocknung, bei über $6^1/_2$ Jahre lang währender Trockenruhe, bei Eintrocknung ohne umgebendes Moos, ja bei normaler Eintrocknung auftreten, daß ferner die für den Eintritt der Bewegungsfähigkeit benötigte Zeit mit Länge und Zahl der Trockenperioden wächst, beweisen, daß bei allem Schutz, den die Anabiose gegen Trockenheit, Temperaturextreme und Gifte gewährt, doch auch die mit der Wasserentziehung verbundene Zustandsänderung der Plasmakolloide letal werden kann.

Solche Schädigungen ergeben sich auch bei den Versuchen mit künstlicher Austrocknung. Es ist zwar als Endergebnis dieser Versuche vorwegzunehmen, daß auch die Austrocknung im Exsiccator mit $8^0/_0$ relativer Luftfeuchtigkeit bei den Tieren bis zum Gleichgewicht mit der umgebenden Luft gehen kann, aber nicht alle Individuen überleben eine so weitgehende Wasserentziehung. Längeres Verbleiben im Exsiccator ($8^0/_0$ relative Luftfeuchtigkeit) wirkt sich aus als Verzögerung beim Wiedererwachen, und zwar ist der Unterschied zwischen den für das Wiedererwachen benötigten Zeiten bei Exsiccatortieren deutlicher als bei längere oder kürzere Zeit lufttrocken liegenden. Außerdem erwachen lufttrocken aufbewahrte Tönnchen vielfach gleich schnell, ob sie nun einige Tage oder 4 Wochen lang anabiotisch waren, ja selbst $8^1/_2$ Monate lang lufttrocken verbliebene Tönnchen brauchen zum Erwachen nur wenig mehr Zeit, als einen Monat lang lufttrocken verwahrte. Demgegenüber brauchen Tiere, die 24 Tage lang im Exsiccator gelegen hatten, zum Wiedererwachen viermal so viel Zeit, wie ebenso lange lufttrocken gewesene. Nach 12 Tagen im Exsiccator brauchten Tönnchenformen nach der Anfeuchtung 20—60 Mi-

nuten bis zur normalen Beweglichkeit, Trockenformen, die 24 Tage lang im Exsiccator gelegen hatten, 60 Minuten bis zur ersten Bewegung, 80 bis zur vollen Beweglichkeit (7, p. 547). Nach einer Exsiccatorzeit (relative Luftfeuchtigkeit nicht angegeben) von 2 Monaten bewegten sich die angefeuchteten Tiere nach $2^1/_2$ Stunden zum erstenmal und waren nach $3^1/_4$ Stunden normal lebenstätig. Bereits von den Tönnchen, die nach 44tägigem Aufenthalt im Exsiccator ($8^0/_0$ relative Luftfeuchtigkeit) angefeuchtet wurden, wachten nicht alle Individuen wieder auf. Nach 6 Monaten derselben Versuchsreihe (7, p. 546) erwachte von 13 Trockentieren nur eines, und zwar nach 6 Stunden. Es bewegte sich auch nach 24 Stunden noch relativ sehr träge und unbehilflich. Der Vorgang des Wiederauflebens solcher Tiere erinnert häufig an das Erwachen der frei auf dem Objektträger eingetrockneten (7, p. 548), da sich hier wie dort die Cuticula oft blasenförmig abhebt. Bei den ohne umgebendes Medium auf dem Objektträger eingetrockneten Tieren führt die zu schnelle Wasserentziehung und das Fehlen einer Moos- oder Sandhülle, welche die hygrometrischen Oszillationen ausgleicht, zu Schädigungen; bei den Tieren im Exsiccator wirkt die zu weit gehende Wasserentziehung schädlich oder trocknet doch mindestens die Gewebe so weitgehend, daß die Rückkehr zum normalen Quellungszustand der Tiere verlangsamt wird.

Anabiotische Tardigraden halten als lufttrockene Tönnchenformen wesentlich höhere Temperaturen aus als aktiv lebenstätige. Für allgemein-zoologische Darstellungen ist es vielleicht wertvoll, das gesicherte Endergebnis der anschließenden Erörterung vorwegzunehmen. Danach halten anabiotische Tardigraden eine halbe Stunde lang eine Lufttemperatur von + 96° C, eine Stunde lang eine solche von + 92° C aus. Ältere Angaben (29, p. 29—30), nach denen Tönnchen, die 24 Stunden im Vakuumexsiccator gelegen hatten, 120° C Lufttemperatur ausgehalten haben sollen, solche, die in heißen Sommerwochen im Freien lange trocken gewesen waren, sogar 145° und 153° C (die letzte Angabe betrifft ein Rotator), sind nicht sicher bestätigt worden. Aus Rahm's Darstellung seiner Versuche, in denen einzelne Tiere, die 30 Tage lang lufttrocken gelegen hatten, eine 35 Minuten lange Einwirkung von 110—151° ausgehalten haben (112, p. 22) und 18 bis 45 Stunden nach Wiederbefeuchtung erwachten, geht nicht deutlich hervor, ob nicht etwaige Quellungen und Streckungen eine Rückkehr zum aktiven Lebenszustand vorgetäuscht haben. Bei einer weiteren Angabe dieses Untersuchers (112, p. 30), nach der *Milnesium tardigradum* 136° ausgehalten hat, fehlt die Zeitangabe für die Hitzeeinwirkung. Für Gavarret's in der „Geschichte der Tardigradenforschung" erwähnte Versuche (vgl. S. 279—280) gilt der Einwand mit Recht, daß die Hitze zu kurze Zeit eingewirkt haben dürfte, um bis zu den Geweben gelangt zu sein (7, p. 549). Die Versuche Rahm's

(112, p. 30), in denen erst sehr tiefe Temperaturen (5 Stunden, bis — 190° C) und unmittelbar danach sehr hohe (15 Minuten, bis + 151° C) einwirkten, zeigen nur, daß anabiotische Tardigraden Temperaturunterschiede bis zu 350° aushalten (123, p. 41), bringen aber keine sicheren Angaben der überlebten Maximaltemperaturen, da diese nicht lange genug eingewirkt haben, um die unterkühlten Tönnchen zu durchdringen. Dagegen scheint mir ein Einwand gegen die Dauer der Wärmeeinwirkung in Lance's Versuchen nicht berechtigt zu sein. Die lufttrocknen Tönnchen, die er untersuchte (70, p. 170—171), zeigten nach einer halbstündigen Einwirkung von 96° Lufttemperatur nur eine geringfügige Verzögerung beim Wiedererwachen gegenüber nicht erhitzten Tieren; bei zehnstündiger Einwirkung von 60—65° beträgt die durchschnittliche Verzögerung 10 Minuten, 92° eine Stunde lang einwirkend, ergaben keine Verzögerung (7, p. 550). Ob Jungtiere, wie Lance angibt (70, p. 172), allgemein gegen Temperaturerhöhungen in der Anabiose weniger widerstandsfähig sind, als erwachsene, bedarf noch der Bestätigung. Wurden auf 100° erwärmte Tönnchen angefeuchtet, so erwachten sie nicht, ob durch die Wirkung des von dem heißen Untersuchungsgefäß erhitzten Wassers oder durch das in den heißen Körper einströmende kalte Wasser, ist nicht zu sagen. Dagegen erwachen nach Lance von lufttrockenen Tieren 72% aus dem Trockenschlaf, wenn man sie 15 Minuten lang auf 100° erwärmt, dann langsam abgekühlt und allmählich befeuchtet hat. Die gleiche Temperatur wirkt, auch unter Anwendung der genannten Vorsichtsmaßregeln, bei halbstündiger Einwirkung letal, ebenso die $2^1/_2$ Stunden lang dauernde Einwirkung von 80°. 60—65° werden von allen Versuchstieren 10 Stunden lang schadlos ertragen, 5 Stunden lang 70° von weniger als 50% der eingesetzten Tiere (7, p. 550). Bei 20stündiger Einwirkung von 70° erwachten die wenigen überlebenden Tiere erst nach mehr als 2 Stunden; 35° wurden eine Woche lang ohne Schädigung oder Verzögerung beim Erwachen ertragen (7, p. 550). Tönnchen, die 20 Tage bis 4 Monate lang im Exsiccator gelegen hatten (70, p. 176, 180), sollen die Temperatur von 100° eine halbe Stunde lang ausgehalten haben, was später bestritten wurde (7, p. 550) und im Hinblick auf die von Heinis gewählte Versuchsanordnung auch durch seine Versuche (56, p. 60) noch nicht als bestätigt gelten kann. Eine 15 Minuten lang dauernde Einwirkung von 103° hielten auch die im Exsiccator ausgetrockneten Tönnchen in Lance's Untersuchungen nicht aus (70, p. 176).

Hitzeversuche mit Trockenformen, die nur bis zu 24 Stunden lang lufttrocken gelegen hatten, beweisen, daß die Widerstandsfähigkeit gegen Temperaturerhöhungen mit der intensiveren Austrocknung wächst, wie das der Tatsache entspricht, daß die Gerinnungstemperatur beim Eiweiß um so höher liegt, je weniger Wasser es enthält. Baumann meint im Hinblick darauf, daß Lance's Versuche meist nur wenige

Individuen umfaßten, daß der Unterschied von 4—5° zwischen den von lufttrockenen und Exsiccatortieren ausgehaltenen Temperaturen auf individuelle Verschiedenheiten in der Widerstandskraft zurückzuführen sei; derartige individuelle Unterschiede sind, wie ausdrücklich bestätigt sei, auch bei der Anfeuchtung trockenen Freilandmaterials die Regel. Baumann (7, p. 550—551) gibt den beim Übergang der Tiere aus dem aktiv lebenstätigen in den Trockenzustand eintretenden Volumenverlust mit 66% an, hierin, sowie in der Schätzung der festen Körpersubstanz eines Tardigraden mit 20% möchte ich ihm zustimmen; es würde demnach, da der Verlust beim Eintrocknen nur das Wasser betrifft, das lufttrockene Tönnchen etwa 14% Wasser enthalten. Aber es braucht die Tatsache, daß die Tiere bis zu 2 Stunden lang 80° in der Anabiose aushalten, über 2 Stunden nicht mehr, keineswegs in Baumann's Sinne gedeutet zu werden. Er sagt, wenn der Wasserverlust im Hitzeversuch das Eiweiß vor dem Gerinnen bewahrt, so sei nicht einzusehen, weshalb 2 Stunden lang 80° vertragen werden, mehr als 2 Stunden nicht, wenn nicht durch die Hitze Stoffwechselvorgänge infolge der Richtung ihres Ablaufes oder der Beschleunigung des Stoffverbrauches zum Tode führen würden. Der von Broca (vgl. S. 281) schon vorbereitete Gedanke, daß die Hitze die Hysteresis der Kolloide beschleunigt, scheint mir eine Erklärungsmöglichkeit für den Eintritt des Todes nach einer bestimmten Dauer der Hitzewirkung zu bieten, ohne daß man einen Stoffwechsel annehmen müßte. Bei Anfeuchtung der Trockenformen mit Wasser von 30—40° erwachen die Tiere schneller als bei Verwendung von 10—12° messendem, wie es der van't Hoff'schen Regel entspricht. Nimmt man Wasser von 50—60°, so verzögert dieses das Wiedererwachen, da die Hitze offenbar lähmend wirkt; Wasser von 70° tötet die Tönnchenformen (70, p. 177—178). Bei diesen letzten, schädigend wirkenden Wassertemperaturen geben, wie ein Vergleich mit den von lebenstätigen Tieren ausgehaltenen Wassertemperaturen lehrt (vgl. S. 233), die genannten Zahlen deshalb nicht die Grenze der Unschädlichkeit hoher Wassertemperaturen, weil sich das Wasser beim Übergießen der trockenen Tiere abkühlt, und auch die trockene Cuticula als schlechter Wärmeleiter verhindert, daß in den Versuchen, in denen die Tiere, wenn auch verzögert, wieder erwachen, tatsächlich Wasser von 50—60° ins Innere der Tönnchen gelangt.

Die Versuche zur Feststellung der von den Tardigraden in der Anabiose ertragenen Minimaltemperaturen sind deshalb von besonderer Bedeutung, weil sie seit Preyer (110, p. 23, 295) bis heute (116, p. 205) als die vollständigste Elimination von Flüssigkeit und damit als beweisend für den Stillstand des Stoffwechsels in der Anabiose gelten. Tönnchenformen, die 17 Stunden lang bei — 80° C aufbewahrt wurden, oder solche, die $^1/_2$—25 Stunden lang bald langsam, bald schnell abgekühlt, in flüssiger Luft (etwa —190°) oder 36 Stunden lang in flüssigem Wasserstoff ge-

legen hatten (112, p. 23ff.; 125a, p. 269), erwachten nach Anfeuchtung, und zwar ergeben die Einzelresultate der zahlreichen Versuche, daß Tiere, die vor der Abkühlung längere Zeit über lufttrocken gelegen haben, am widerstandsfähigsten sind. Nach weiteren Vorversuchen, bei denen Tönnchenformen von Macrobioten nach 125stündigem Aufenthalt in flüssiger Luft (etwa — 190°) in maximal 32 Minuten nach Anfeuchtung wiedererwachten und dasselbe zeigten, wenn sie 26 Stunden lang in flüssigem Wasserstoff (— 253° C) gelegen hatten, ging Rahm zu Versuchen mit flüssigem Helium über (112a, p. 502ff.; 112b, p. 193). Die lufttrockenen Moose wurden in einen Heliumapparat gebracht, der dann annähernd luftleer gepumpt wurde. Im Vakuum (3 mm, zuletzt 24 Stunden 0,1 mm, Manometer nach Mac Leod) verblieben die Tönnchen 8 Tage lang, wurden in den anschließenden 3 Tagen bei Zimmertemperatur in Heliumgas belassen, dann im Laufe von 3 Stunden auf — 272° abgekühlt und $8^1/_2$ Stunden lang dieser Temperatur ausgesetzt. Nach Ablauf dieser Zeit stieg die Temperatur ganz langsam, nach 12 Stunden war noch flüssiger Wasserstoff im Apparat vorhanden. Die Moosprobe wurde nun aus dem Apparat herausgenommen. Sie nahm in sehr kurzer Zeit Zimmertemperatur an und wurde dann angefeuchtet. Echiniscen wie Macrobioten kehrten zum aktiven Lebenszustand zurück. Bei allen diesen Versuchen zeigte es sich, daß Tiere, die nur eine einmalige Austrocknungsperiode im Versuch durchgemacht hatten, bevor sie der Kältewirkung ausgesetzt wurden, nach Wiederbefeuchtung schneller erwachten, als die wiederholt ausgetrockneten, was mit den aus gewöhnlichen Trockenversuchen gewonnenen Ergebnissen übereinstimmt. Ähnlich wie bei plötzlicher Abkühlung der aktiv lebenstätigen Tiere (vgl. S. 234) ist auch bei unvollständig ausgetrockneten oder vor dem Kälteversuch angefeuchteten Tönnchenformen die Mortalität hoch, da die plötzliche Eisbildung in den feuchten Geweben zu Zerreißungen führt (112d, p. 110). Eine allmähliche Abkühlung vertragen, wie die lebenstätigen Tiere, auch die halbnassen Tönnchen; mit fortschreitender Entquellung bis zu der Norm von etwa 14% Wassergehalt bei den mehrere Wochen im Zimmer lufttrocken liegenden Tönnchen kann auch eine schnellere Abkühlung schadlos überstanden werden. In einem Dauerversuch (116, p. 205) wurden Tönnchenformen, die vorher 6 Monate lang lufttrocken gelegen hatten, in flüssiger Luft (— 190 bis — 200° C) aufbewahrt. Sie erwachten nach 20 Monate langem Verbleib in der flüssigen Luft bei Anfeuchtung, die bei Zimmertemperatur vorgenommen wurde, ebenso schnell, wie aus dem gleichen Moospolster stammende, ebenso lange bei Zimmertemperatur lufttrocken verbliebene Tönnchen. Bei diesen letzten war die Mortalität größer als bei den Tieren aus flüssiger Luft, wahrscheinlich, weil in der Kälte die Bakterien nicht aktiv und für anabiotische Tardigraden vielleicht gefährliche Milben

abgestorben waren. Während nach dem 1.—3. Monat fast alle und vom 5.—20. 80% der Tönnchen aus flüssiger Luft nach Befeuchtung erwachten, erwiesen sich nach 21 Monaten 60%, nach 22 Monaten alle als tot. Eine vollkommen ausreichende Erklärung für diese plötzliche Steigerung der Mortalität, ja für diese überhaupt, ist nicht zu geben.

Gesetzt, daß ein Stoffwechsel in der Anabiose vorhanden ist, so müßte er bei — 200° langsamer verlaufen, als bei + 15°, und bei dieser letzten Temperatur halten die Tardigraden eine $6^1/_2$jährige Trockenruhe aus, bis „ihre Reservestoffe erschöpft" sind. Es kann demnach bei Tieren, die 6 Monate lang lufttrocken und 20 Monate lang in flüssiger Luft gelegen haben, der Tod nicht durch einen Verbrauch der Reservestoffe bedingt sein. Es mag vielmehr hier die durch die Kälte verursachte Koagulation der Kolloide zum Tode führen oder vielleicht auch die so lange Zeit einwirkende trocknende Kälte das Konstitutions- und Quellungswasser zum Verdunsten bringen (nach Pütter 123, p. 48). Einen Beweis, daß der Stoffwechsel in der Anabiose stillsteht, erbringen die Kälteversuche nicht. Es ist sowohl eine intrazelluläre Atmung, wie Ernährung und Exkretspeicherung möglich, denn das Tönnchen ist, solange es lebensfähig ist, keineswegs durch und durch gefroren. Die Plasmabestandteile sind nicht, wie Preyer annahm (111, p. 3), durch Eisbildung außer Zusammenhang miteinander, wodurch „die Möglichkeit eines Stoffwechsels wie bei einem Petrefakt ausgeschlossen" wäre. Daß die Zellen der den Kälteversuchen unterworfenen Tiere noch flüssiges Wasser enthalten, ersieht man aus der Darstellung Freundlich's[1]): „Bei wasserarmen, lebenden Gebilden ist das Wasser als Quellungswasser vorhanden. Der Druck, der von einem quellenden Gel ausgeübt wird, der sogenannte Quellungsdruck, gleicht thermodynamisch weitgehend dem osmotischen Druck. Eine Folge hiervon ist, daß bei niedrigem Quellungsgrade, ganz wie in einer konzentrierten Lösung, der Gefrierpunkt des Wassers im gequollenen Gel stark erniedrigt ist; es gefriert bis zu 100 und mehr Grad tiefer als reines Wasser." Höber[2]) nimmt an, daß die kleinen Organismen überhaupt nicht durchfrieren, sondern eben wegen ihrer winzigen Größe selbst bei — 250° im unterkühlten Zustand verharren. Das gibt namentlich auch eine Erklärung dafür, daß aktiv lebenstätige Tardigraden bei allmählicher Abkühlung derartige Temperaturen aushalten (vgl. S. 234); bei den Tönnchenformen kommt für das Ausbleiben des Gefrierens nebenher auch die Trockenheit der Cuticula in Betracht. Außerdem wird in den capillaren Räumen von gröberem Kaliber, etwa der Leibeshöhle der eingetrockneten Tardigraden, das Gefrieren weniger verzögert werden, als zwischen den Geweben, dort wieder weniger als interzellular, und

[1]) Freundlich, H., Kolloidchemie und Biologie (1924), p. 23.

[2]) Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe (1926), p. 246, 396.

am spätesten würden die intrazellulären capillaren Räume gefrieren. Sind die Zellen selbst erst einmal von einer Eiskruste umhüllt, die aus der Interzellularflüssigkeit entstanden ist, so ist für sie die Gefahr des Erstarrens verringert, da ihr Inhalt nur unter Zunahme seines Volumens gefrieren könnte, also wegen des festen Einschlusses sofort bei Beginn der Erstarrung unter einen höheren Druck geraten müßte, der den Gefrierpunkt weiter herabsetzt. Nach den zitierten Bemerkungen Freundlich's erscheint es übrigens unwahrscheinlich, daß die Interzellularflüssigkeit bei den Tieren in flüssiger Luft überhaupt gefriert. Zur Bildung einer etwaigen extrazellularen Eiskruste mag auch Wasser aus den Zellen selbst herangezogen werden, und durch die damit verknüpfte Konzentrierung der gelösten Stoffe im Zellinneren wird der Gefrierpunkt noch mehr herabgedrückt. Eine derartige Wasserentziehung erklärt vielleicht das Absterben der Tönnchen nach einem 22 Monate langen Aufenthalt in flüssiger Luft, denn bei fortgesetzter Abkühlung fallen auch die Salze und die kolloidalen Bestandteile aus, was zu Desorganisation des Protoplasmas, zum „Erfrieren" der Zellen führt. Das Ergebnis der Kälteversuche ist das gleiche, wie das der Austrocknungsversuche. Der Vergleich Preyer's, Claude Bernard's und Pflüger's mit der aufgezogenen, aber angehaltenen Uhr oder ein ähnlicher mit einer stillstehenden Dampfmaschine (169, p. 550) trifft für die anabiotischen Tardigraden nicht zu; das heißt, es liegt bisher kein Beweis dafür vor, daß der Stoffwechsel in der Anabiose still steht. Ebenso aber ist noch kein Beweis dafür erbracht worden, daß der Stoffwechsel, für den die Bedingungen in Austrocknungs- wie Kälteexperimenten noch vorhanden sind, als Vita minima in der Anabiose weitergeht.[1])

d) Sonstige physikalische und chemische Experimente

Im Zusammenhang mit den Versuchen, den Tardigraden während der Anabiose den Sauerstoff zu entziehen (vgl. S. 190), wurde schon erwähnt, daß die Tönnchenformen in gasförmigem H, N, He, in CO_2, H_2S und leuchtgashaltiger Luft lebensfähig bleiben, dagegen nicht in SO_2 (70, p. 183). Die Übersättigung der Luft, welche die trockenstarren Tiere umgibt, mit Sauerstoff (116, p. 203) scheint eine gewisse Stimulation zu bedeuten, wenigstens erwachen die mit O_2 behandelten Tönnchen nach Anfeuchtung etwas schneller, als die lufttrocken liegenden. Bei Versuchen, die insofern ein entgegengesetztes Resultat ergaben, als Trockenstadien, die eine Woche lang in O_2-freiem Medium aufbewahrt worden waren, schneller erwachten, als die aus atmosphärischer

[1]) Vielleicht wird einmal durch Verstärkung der elektrischen Reaktion, die von einem lebenden Tardigraden zu erwarten ist, eine Methode gefunden, die Lebensvorgänge in anabiotischen Tönnchen nachzuweisen, wie es A. D. Waller (Die Kennzeichen des Lebens vom Standpunkte elektrischer Untersuchung, Berlin 1905) bei Samenkörnern gelungen ist.

Luft, war der Feuchtigkeitsgehalt in dem O_2-freien Medium viel größer, als bei dem lufttrockenen Material (169, p. 549). Trotzdem meinen die Untersucher, daß nicht die größere Feuchtigkeit im O_2-freien Medium das schnellere Erwachen herbeigeführt habe, sondern geben an, daß O_2-freies Wasser in O_2-freier Atmosphäre ohne Quellungseffekt bei den Tönnchen bleibt (vgl. S. 209). Sie führen vielmehr die Beschleunigung des Erwachens der Tiere nach Aufenthalt in O_2-freiem Medium auf Verflüssigung der Zellwände zurück, wie sie von Furchungszellen bei O_2-Entziehung beschrieben worden sei (169, p. 550). Da die Zellwände in viel geringerem Grade quellbar seien, als der Zellinhalt, würden in O_2-freiem Medium aufbewahrte Tönnchen in einen für die Wasseraufnahme und damit das Erwachen günstigeren Zustand versetzt, als in gewöhnlicher Atmosphäre verbliebene, und dementsprechend erwachten bei Anfeuchtung mit O_2-haltigem Wasser die Tönnchen mit den verflüssigten Zellwänden zuerst. Starke Säuren, Alkohol, Osmium und Sublimat werden in 0,1%iger Lösung von trockenstarren Tardigraden schadlos ertragen (112, p. 20)[1]), ebenso auch flüssiger Äther für kürzere Zeit und absoluter Alkohol (Zeit nur für Rotatorien angegeben: 16 Minuten). Schwache Salzlösungen und starke Lösungen von $NaHCO_3$ ertragen die Tönnchenformen ziemlich lange (Angaben über Konzentration und Dauer der Einwirkung fehlen, 112, p. 20). Die Tiere sollen übrigens auch im aktiv lebenstätigen Zustand mittelstarke NaCl- und $NaHCO_3$-Lösungen aushalten (Zeitangabe fehlt), ebenso auch Pikrin- und Essigsäure in schwacher Konzentration (%-Zahl der Lösung und Dauer der Einwirkung nicht bekannt), sowie Alkohol, Osmiumsäure und Sublimat in 0,01%iger Lösung (Dauer der Einwirkung nicht angegeben) (70, p. 182). Diese Angaben sind an sich wie auch durch die hier in den Klammern genannten Lücken für die Physiologie der Anabiose von geringer Bedeutung und nur als Tatsachenmaterial für die noch nicht näher untersuchte Permeabilität der Cuticula im aktiven und trockenstarren Zustand zu verwerten.

Eine Bestrahlung von 60 Minuten Dauer mit ultraviolettem Licht in der bereits beschriebenen Versuchsanordnung (vgl. S. 152) überstanden alle bei dem Versuch verwendeten Trockenstadien von Echiniscoiden und Eutardigraden (112, p. 19). Ob der Tod, der bei den bestrahlten Tieren nach 2—3 Wochen aktiver Lebenstätigkeit oder bei

[1]) Bei Rahm ist durch die Zahlenangaben nicht sicher durchzufinden: er spricht von Säure- und Sublimatlösung von 1‰, welche die trockenstarren Tiere ertragen (112, p. 20), und in der Zusammenfassung derselben Arbeit (112, p. 33) von einer Lösung von 0,001. Diese letzte Angabe ist die von Lance (70, p. 182, 189), der mit aktiv lebenstätigen Tieren gearbeitet hat. In einer späteren Zusammenfassung gibt Rahm für die trockenstarren Tiere an, daß sie die betreffenden Säuren in 0,001% Lösung aushalten (119, p. 82), in einer der nächsten Arbeiten 1% (23, p. 50). Eine definitive Festlegung dieser an sich nicht sehr belangreichen Daten müßte wohl gelegentlich noch erfolgen.

einer nach der Anfeuchtung wiederholten Austrocknung eingetreten ist, auf Schädigung durch die Bestrahlung zurückzuführen ist, erscheint unsicher. Nach Lance sollen nach einer 3—4tägigen Einwirkung des Sonnenlichtes auf die ohne Moos unter dem Deckglas aufbewahrten Eutardigradentönnchen diese nicht mehr erwachen (70, p. 179), was nachuntersuchungsbedürftig erscheint, obwohl der Untersucher durch Bestrahlung von kürzerer Dauer (8 Stunden oder maximal 2 Tage) Verzögerungen beim Wiedererwachen gegenüber unbesonnt aufbewahrten Trockenstadien nachgewiesen zu haben meint. Im Dunkeln wie im diffusen Tageslicht jahrelang liegende Tönnchen erwachen nach Befeuchtung wieder, wie das jeder weiß, der sein Material in Schachteln oder Gläsern verwahrt. Im Sonnenlicht sollen 2 Tage unter roten und orangefarbenen Gläsern liegende trockenstarre Tiere absterben, unter grünen, blauen und violetten Gläsern sollen die Tiere zum Teil erwachen, zum Teil nicht; namentlich soll das violette Glas schädigend wirken (70, p. 179). Da Lance es gewiß vermerkt hätte, wenn er spektroskopisch geprüfte Gläser verwendet hätte, und nach den oben zitierten Untersuchungen Rahm's (112, p. 19) das kurzwellige Ultraviolett die Tönnchen nicht schädigt, so ist die in Lance's Versuchen beobachtete Wirkung seiner violetten Gläser wohl auf die von diesen durchgelassenen roten, also langwelligen Strahlen zurückzuführen. Im diffusen Licht erwiesen sich die roten, gelben und grünen Gläser als indifferent, während von den Tönnchen, die 3—5 Tage lang unter den blauen und violetten Gläsern gelegen hatten, 33—50% nach Befeuchtung nicht wieder erwachten (vgl. hierzu auch die Spektralversuche mit aktiv lebenstätigen Tieren, S. 152). Die Belichtungsversuche bedürfen indessen erneuter Untersuchung. Wie bei aktiv lebenstätigen, zeigte sich auch bei anabiotischen Tardigraden keine Wirkung bei einer nach der oben beschriebenen Versuchsanordnung (vgl. S. 153) bis zu 7 Stunden lang durchgeführten Röntgenbestrahlung, während derer die Tiere mit einem Binokularmikroskop beobachtet wurden (112, p. 19); wurde bei der Bestrahlung ein Aluminiumfilter verwendet, so wirkte das anscheinend verzögernd auf das Wiedererwachen. Bestrahlung mit Radium scheint während der Anabiose wirkungslos zu sein (123, p. 49).

e) Unterschiede in der Austrocknungsfähigkeit

Wenn oben gesagt wurde (vgl. S. 178), daß die meisten Tardigraden imstande sind, Trockenperioden im anabiotischen Zustand zu überstehen, so sollte damit die nachstehende Erörterung vorbereitet werden, in der die Unterschiede in der Austrocknungsfähigkeit bei den verschiedenen Species behandelt werden. Von den durchweg marinen Arthrotardigraden ist nur *Batillipes mirus* auf seine Austrocknungsfähigkeit hin untersucht worden (76, p. 523), wobei sich zeigte, daß diese Art keinerlei Austrocknung verträgt. Sie bleibt nur

so lange außerhalb des Wassers lebensfähig, wie sie vollständig feucht bleibt, das sind bei Zimmertemperatur und der normalen Luftfeuchtigkeit unseres norddeutschen Übergangsklimas etwa 5 Minuten. Ein längeres Trockenliegen wirkt letal. Die Echiniscoidea sind sämtlich imstande auszutrocknen, wenn auch für *Parechiniscus chitonides* im Gegensatz zu *Oreella mollis* (96, p. 136) ausdrückliche, auf die Austrocknungsfähigkeit bezügliche Bemerkungen fehlen. Die Austrocknungsfähigkeit der bisher einzigen nicht moosbewohnenden Art der Echiniscoidea, des marinen *Echiniscoides sigismundi*, ist von besonderem Interesse. Diese in Algen der Brandungszone, namentlich in *Enteromorpha* lebende Art findet sich in Menge an der oberen Flutgrenze, also an Örtlichkeiten, die im Laufe von 12 Stunden einmal für die Dauer etwa einer Stunde vom Meerwasser überflutet werden, in der ganzen übrigen Zeit aber trocken fallen und damit der Besonnung und Austrocknung durch Wind oder der Aussüßung durch starke Regengüsse ausgesetzt sind (76, p. 493). Über die Wirkung süßen Wassers auf diese Art wird bei Besprechung der Asphyxie der Tardigraden einzugehen sein (vgl. S. 209); hier soll nur das Ergebnis der Austrocknungsversuche, zunächst in Form nachstehender Tabelle, mitgeteilt werden:

Zeit des Trockenliegens:	3 Std.	9 Std.	24 Std.	48 Std.	72—80 Std.	96—120 Std.	128—170 Std.	25
Von 70 Tieren erwachten:	100%	100%	100%	50—90%	50—100%	50—66%	66%	4
Innerhalb von:	2—5 Min.	10 Min.	10 Min.	—	—	—	—	

Bei Nipptiden und der normalen Fluthöhe widrigen Winden liegt bei Helgoland der von *Echiniscoides* besonders dicht besiedelte *Enteromorpha*-Rasen längere Zeit über der Hochwassergrenze. Wenn diese Stellen, wie es im Hochsommer ausnahmsweise vorkommen könnte, 10 Tage lang nicht von Hochwasser oder von Spritzern befeuchtet werden, so wäre der *Echiniscoides*-Bestand noch nicht in seiner Erhaltung gefährdet, da bei 250 Stunden langem Trockenliegen 42% der Population überleben. Eine 4 Wochen lang andauernde Austrocknung hält diese Form nicht aus. Der Grund hierfür kann kaum darin liegen, daß die der Austrocknung voraufgehende Konzentration der Meerwasser-Salzlösung die Tiere tötet (174, p. 8), denn eine solche Konzentration ist während eines 250stündigen Trockenliegens bereits erfolgt. Es bleibt vielmehr die Kausalität der Begrenzung der Lebensfähigkeit des ausgetrockneten *Echiniscoides* ebenso unbekannt, wie die Kausalität der Grenze bei den Moostardigraden. Es sind übrigens die Daten für *Echiniscoides* und namentlich auch die Vollständigkeit der Austrocknung während der 250stündigen Trockenruhe noch ergänzend zu untersuchen; die Luftfeuchtigkeit war im Helgoländer Hafenlaboratorium,

in dem die Tiere bis zu 250 Stunden lang trocken gelegen hatten und nach Befeuchtung zu 42% wieder erwacht waren, in dem Untersuchungsmonat (August 1926) relativ hoch.

Von dem einzigen bisher gefundenen marinen Eutardigraden *Hypsibius stenostomus* ist nicht bekannt, ob er auszutrocknen vermag oder nicht. Bei den Eutardigraden des Süßwassers ist sowohl die Umgrenzung dieses Begriffes, wie die Austrocknungsfähigkeit noch nicht endgültig klargestellt. Wie in der Darstellung der Ökologie der Tardigraden bei Erörterung ihres Vorkommens ausgeführt wird, sollte die übliche Unterscheidung von Süßwasser- und Landtardigraden (123, p. 51; 163, p. 56ff. u. a.) vielleicht besser ersetzt werden durch die nicht so scharfe Trennung in ausgesprochen hygrophile und weniger ausgesprochen hygrophile Arten. Xerophile Tardigraden gibt es nicht, ihr aktives Leben spielt sich ausschließlich im feuchten Medium ab. Weitere Untersuchung der Austrocknungsfähigkeit wird dann wahrscheinlich bei beiden Gruppen, den ausgesprochen und weniger ausgesprochen hygrophilen Arten, euryhygre und stenohygre Formen erkennen lassen, das heißt solche, die einen mehr oder weniger großen Wechsel im Feuchtigkeitsgehalt ihrer Umwelt ertragen und solche, denen größere derartige Schwankungen schaden. Nicht an allen im folgenden aufgeführten Literaturstellen können die von den Untersuchern verwendeten Speciesnamen als eindeutige Kennzeichnungen gelten, aber das Resultat der nachstehenden Literaturübersicht ergibt doch eine Bestätigung der Ansicht Davaine's (25, vgl. S. 279), die heute etwa in folgende Form zu kleiden wäre: es gibt ausgesprochen hygrophile Eutardigraden, die keine Austrocknung vertragen, diese Formen sind als stenohygre zu bezeichnen. In diesem Sinne haben sich geäußert: Rywosch (164, p. 91; 165, p. 123), von Erlanger (41, p. 777), Lance auf Grund ausführlicher Versuche (70, p. 143f., 184f.), Schaudinn (167, p. 188), Reukauf (126), Carlzon (17, p. 141), Schultz und Singol (169, p. 551) und andere. Die Dinge liegen aber keineswegs so einfach, daß auf Grund dieser Angaben *Hypsibius dujardini* und *Macrobiotus macronyx* als Eutardigraden aufgeführt werden könnten, die nicht auszutrocknen vermögen, denn *Hypsibius dujardini* kommt auch in feuchten Laubmoospolstern vor (156, p. 31; 56, p. 76) und *Macrobiotus macronyx* ist auch in einem trockenen *Bryum*-Rasen gefunden worden (141, p. 351), freilich waren diese Stücke vielleicht verweht und nicht mehr lebensfähig (17, p. 141). Von *Macrobiotus dispar*, der als Süßwasserform gilt, aber auch aus Moosen von Baumstämmen und Polsterpflanzen (*Haastia*) gesammelt worden ist (96, p. 117) vermochte Aquarienmaterial aus *Fontinalis* auch eine ganz allmählich vorgenommene Austrocknung nicht zu überstehen (80, p. 368—369). Thulin meint, in Richters' *Macrobiotus tetradactylus* (140, p. 501) eine morphologisch von *Hypsibius dujardini* nicht scharf unterschiedene

„Landform" sehen zu müssen (184, p. 240, 247, 255). Lance gibt an, daß von typischen Süßwassertardigraden, wie *Macrobiotus macronyx* und *Macrobiotus tetradactylus* (Bestimmungen unsicher, die zweite Art vielleicht die Landform von *Hypsibius dujardini*), in austrocknenden Tümpeln etwa 10% der Populationen die Trockenperiode überlebten (70, p. 193). Nach alledem scheint es mir wahrscheinlich zu sein, daß bei den als ausgesprochen hygrophil geltenden Arten Verschiedenheiten ihres Lebensmilieus Verschiedenheiten in der Austrocknungsfähigkeit bedingen. Es müßte in langwierigen und bei der Schwierigkeit der Tardigradenhaltung leider nicht sehr aussichtsreichen Versuchen von einer zu den ausgesprochen hygrophilen Arten gehörigen Species, wie *Macrobiotus dispar*, Ausgangsmaterial aus Moos dauernd in nassen Kulturen gehalten und geprüft werden, ob die Fähigkeit auszutrocknen erlischt. Der umgekehrte Versuch, Ausgangsmaterial einer derartigen Species aus Süßwasser zunächst an vorübergehende, dann allmählich an länger dauernde Austrocknung zu gewöhnen, erscheint noch schwerer durchführbar. Bei diesen Versuchen müßten selbstverständlich unter den abgeänderten Bedingungen geborene Jungtiere für sich untersucht werden. Um den graduellen Unterschied zwischen hygrophilen stenohygren und hygrophilen euryhygren Arten deutlicher, als es bisher möglich ist, zu erkennen, wäre nur weitere Sammeltätigkeit mit genauen Fundnotizen und zuverlässige Determination nötig. Bei Besprechung der Widerstandsfähigkeit gegen wiederholtes Eintrocknen sind bereits Beobachtungen zitiert worden (vgl. S. 186), die darauf schließen lassen, daß es auch bei den nicht ausgesprochen hygrophilen Arten euryhygre und relativ stenohygre gibt. Zu den ersten wären vielleicht *Macrobiotus hufelandii*, *Hypsibius oberhaeuseri* (56, p. 64) und *Milnesium tardigradum*, zu den zweiten vielleicht die Echiniscen (112a, p. 504) zu zählen. Auch in dieser Gruppe dürften bei weiterer, ökologisch durchdachter Sammeltätigkeit sich Unterschiede nicht nur zwischen den einzelnen Species, sondern auch zwischen den Populationen derselben Art an ökologisch verschiedenen Lokalitäten zeigen (vgl. Nachtrag S. 565).

Die Eier der moosbewohnenden Eutardigraden und Echiniscoiden vertragen in allen Entwicklungsstadien eine mehrwöchentliche Entwicklungsunterbrechung durch Austrocknung (77, p. 362; 80, p. 368). Beim Einfrieren in feuchtem Zustand, das für ausgebildete Tiere nur bei allmählicher Abkühlung ungefährlich ist, erweisen sich die Eier auch bei plötzlicher Kälteeinwirkung als sehr resistent (112, p. 29, 33). Während Schaudinn für eine der ausgesprochen hygrophilen stenohygren Arten, *Macrobiotus macronyx*, angibt (nach Richters 156, p. 29, 31 ist diese Speciesbezeichnung unrichtig), daß die Eier Austrocknung vertragen (167, p. 188), hat W. von Wenck bei dem zur gleichen ökologischen Gruppe gehörigen *Hypsibius dujardini* (oder einer verwandten Art 184, p. 252—253) nicht beobachtet, daß die Eier

austrocknen (186, p. 469). Vielleicht liegt in RICHTERS' Bemerkung, daß SCHAUDINN's Material außer einer „Süßwasserform" (*Hypsibius dujardini*) noch eine weitere Art, den *Hypsibius schaudinni*, enthielt (156, p. 29, 32), die Erklärung für SCHAUDINN's Angabe der Austrocknungsfähigkeit der Süßwassertardigradeneier, insofern SCHAUDINN die Eier der zweiten Art nach Austrocknung sich hat weiter entwickeln sehen. *Echiniscoides*-Eier, die zwischen *Enteromorpha* 4 Tage lang trocken gelegen hatten, entwickelten sich nach Wiederanfeuchtung mit Meerwasser weiter.

2. Asphyxie

Wie bereits gesagt, wird der Übergang eines aktiv lebenstätigen Tardigraden in die Tönnchenform durch O_2-Mangel ausgelöst, wie das Versuche beweisen, bei denen lebenstätige Tiere im Wasser vom Luftzutritt abgesperrt wurden (77, p. 361). Die Tönnchenform kennzeichnet sich nach diesen Versuchen als primär nicht durch Wasserentziehung mechanisch bedingt, sondern sie kommt durch aktive Muskelkontraktion zustande. Die Annahme der Tönnchenform bedeutet eine Verkleinerung der respiratorisch wirksamen Oberfläche, und die daraus resultierende Herabsetzung des Stoffwechsels leitet zur Trockenstarre über. Eine der Tönnchenform ähnliche Gestalt nehmen Tardigraden übrigens vorübergehend auch bei anderen auf sie einwirkenden Reizen, etwa mechanischen, an, sodaß die teleologische Deutung der Tönnchenform als einer Kontraktion zwecks Herabsetzung des Stoffwechsels nicht in Frage kommt. Bei der Austrocknung wird die als Reaktion auf O_2-Verminderung aktiv bewirkte Überführung der Körpergestalt in die des Tönnchens mechanisch durch den Wasserverlust aufrecht erhalten: die Entquellung des Tieres erübrigt einen fortgesetzten Kontraktionszustand der Muskeln. Im O_2-freien Wasser, wo eine derartige mechanische Entlastung der Muskeln nicht eintritt, ist es dem Tiere nicht möglich, die Tönnchenform kontinuierlich durch Muskelzug zu erhalten. In etwa 16 cmm Wasser, das von der Luft abgesperrt ist, haben aktiv lebenstätige Eutardigraden nach etwa 24 Stunden Tönnchenform angenommen, nach weiteren 24 Stunden sind sie gestreckt und bewegungslos. Durch Erwärmung des Wassers und Verwendung der Luftpumpe (70, p. 168f.) kann der Zeitpunkt des Eintritts dieses gestreckten und bewegungslosen Zustandes beschleunigt werden; dieser Zustand heißt asphyktischer oder Asphyxie. Bei derartigen Versuchsanordnungen ist die Asphyxie ein dem Erstickungstod vorausgehender Schwächezustand; das durch O_2-Mangel geschädigte Tier ist nicht mehr imstande, das in die Gewebe eindringende und sie maximal dilatierende Wasser hinauszuschaffen. Die Tardigraden können mehrere Tage, aber meist nicht über fünf, im Wasser vom Sauerstoff abgesperrt lebensfähig bleiben, kehren also, wenn das Wasser vor Ablauf dieser Zeit mit atmosphärischer

Luft in Berührung kommt, wieder in den aktiv lebenstätigen Zustand zurück. Die maximale Streckung und die Bewegungslosigkeit der asphyktischen Tiere, namentlich solcher in reduziertem Ernährungszustand mit hyalinem Darm und an Reservenahrung armen Epidermis- und Speicherzellen, sowie diesen letzten in geringer Zahl, macht asphyktische Tardigraden für anatomische Untersuchungen besonders gut geeignet. Zu diesem Zwecke hat als erster Doyère lebenstätige Tiere in abgekochtem Wasser, das durch eine Ölschicht von der Luft abgesperrt wurde, asphyktisch gemacht (27, p. 332—333). Dasselbe Verfahren hat Greeff angewendet (49, p. 106).

Plate (109, p. 490) und nach ihm Lance (70, p. 26) und Schaudinn (167, p. 188) sind von Tönnchenformen ausgegangen, die unter Vermeidung von Stoßen und Schütteln angefeuchtet wurden. Dabei werden die Tönnchen, wenn auch nicht regelmäßig, asphyktisch (vgl. Fig. 125), wie das Baumann bestätigt (7, p. 528), und auch ich es oft gesehen habe. Plate's Darstellung schließt den Verdacht mit Sicherheit aus, daß seine asphyktischen Tiere während der Trockenstarre abgestorben und nun nach Anfeuchtung mechanisch gequollen und maximal gestreckt, tot vor dem Untersucher lagen. Allerdings halte ich seine Angabe einer kontinuierlichen Asphyxie von 3—4 Wochen Dauer (109, p. 526) für zweifelhaft oder mindestens nachuntersuchungsbedürftig. Von ihrer Cuticula umhüllt, faulen die Tardigraden sehr langsam, sodaß Verwechselungen zwischen toten und asphyktischen Tieren nur durch den Nachweis der Rückkehr der asphyktischen Individuen in den aktiven Lebenszustand auszuschalten sind. Man kann nicht aus jedem beliebigen, etwa im Freien trocken gesammelten Moos die Tönnchen befeuchten und dann asphyktische Tiere erhalten, sondern die Asphyxie nach der Trockenruhe vor der Rückkehr in den aktiv lebenstätigen Zustand ist der Ausdruck einer Schädigung des Tönnchens, sei es während der Starre, sei es während der Befeuchtung. So tritt nach wiederholter Eintrocknung derselben Individuen bei den späteren Befeuchtungen zunächst oft eine Asphyxie auf, und nach vorausgegangener Eintrocknung ohne die Tiere umgebendes Moos oder Sand, der „dessiccation à nu" Doyère's (29, p. 24), kehrt gleichfalls das befeuchtete Tier häufig erst nach vorausgegangener Asphyxie zum aktiven Leben zurück (7, p. 528). Dasselbe dauernd gleichmäßig aufbewahrte Moos, dessen Tönnchen nach beispielsweise 4 Monate langer Aufbewahrung bei Anfeuchtung sofort zum aktiven Lebenszustand zurückkehren, liefert vielleicht nach 8 Monaten Tönnchen, die nach Befeuchtung asphyktisch werden, stundenlang so verbleiben und dann erwachen, während nach 18 Monate langer Trockenruhe die Tönnchen

Fig. 125. Asphyktischer *Echiniscoides sigismundi*. Etwa 150 : 1. (Nach 76.)

bei Befeuchtung aufquellen und sich, da sie nicht mehr erwachen, als tot erweisen. Die genannten Zeiten, die einem der auf diese Erscheinung bezüglichen Untersuchungsprotokolle meiner Frau Eveline entnommen sind, sollen nur zeigen, daß eine allmähliche Verringerung der Vitalität in dem betreffenden Material eingetreten war, und daß die Asphyxie nach Trockenstarre ein Symptom einer Schädigung ist. Worin in den beobachteten Fällen die Beeinträchtigung der Lebensfähigkeit der Tiere während der Trockenruhe bestanden hat, war nicht feststellbar; daß die Trockenstarre der Tardigraden kein indifferenter „Dornröschenschlaf" für sie ist, war bereits gesagt worden (vgl. S. 193). Plate, der offenbar durchaus zu Unrecht eine Asphyxie als Reaktion lebenstätiger Tiere auf Sauerstoffmangel überhaupt ablehnt (109, p. 526), meinte, die von ihm zuerst beobachtete, bei Befeuchtung trockenstarrer Individuen mit O_2-haltigem Wasser auftretende Asphyxie folgendermaßen erklären zu können: „Im zusammengeschrumpften, trockenen Zustande erlöschen vermutlich die den Lebensprozeß ausmachenden molekularen Bewegungen nahezu vollständig. Kommt dann das Bärtierchen wieder in ein feuchtes Element zurück, so dringt das Wasser mechanisch in den Körper ein und bläht ihn auf; dies ist das Stadium der starren Asphyxie, welches aufhört, wenn durch einen äußeren Anstoß (Schütteln, Drücken, Umherwälzen des Tardigraden) jene Micellar-Schwingungen wieder wachgerufen werden." Demgegenüber sei hier betont, daß die Asphyxie keinen Beweis für den Stoffwechselstillstand in der Anabiose erbringt, sondern daß normale, weder in der Trockenruhe noch bei der Anfeuchtung irgendwie geschädigte Tönnchen bei Befeuchtung unmittelbar zum aktiven Leben erwachen, ohne vorher asphyktisch geworden zu sein. Die nicht auf O_2-Mangel zurückführbare Asphyxie, wie sie bei Befeuchtung geschädigter Tönnchen zu sehen ist, scheint folgendermaßen erklärbar zu sein: Nach einem während der Austrocknung eingetretenen Wasserverlust und einer Erhöhung der Konzentration der Körperflüssigkeit findet beim Anfeuchten eine maximale Wasseraufnahme statt, die alle Gewebe spannt und alles Zusammengefaltete, soweit wie mechanisch möglich, trennt. Das Wasserregulationsvermögen ist bei den Zellen normaler Tönnchen nicht beeinträchtigt, sondern es wird während der Quellung des befeuchteten Tönnchens nur so viel Wasser von den Körperzellen aufgenommen, wie das aktiv lebenstätige Tier normalerweise Wasser enthalten soll. Bei geschädigten Tönnchen ist das Wasserregulationsvermögen der Zellen beeinträchtigt, und es dringt während der Quellung mehr Wasser ein, als das aktiv lebenstätige Tier enthält. Dieses Übermaß an eingedrungenem Wasser bedingt den asphyktischen Zustand. Vor dem Beginn der Wiederaufnahme der aktiven Lebenstätigkeit nach der Asphyxie muß mit der Elimination des zuviel eingedrungenen Wassers begonnen und das osmotische Gleichgewicht zwischen Körperinnerem

und umgebendem Wasser wiederhergestellt werden. Den toten Zellen ist diese Elimination unmöglich, daher verbleiben abgestorbene Tiere maximal gestreckt, äußerlich den asphyktischen gleichend.

Auch bei der durch O_2-Mangel hervorgerufenen Asphyxie sind die Zellen in ihrer Tätigkeit der Wasserregulation „gelähmt"; wird vor Ablauf von etwa 5 Tagen den Zellen die Möglichkeit der O_2-Aufnahme gegeben, so ist dieser Zustand reversibel, später nicht mehr. Ausgesprochen hygrophile Species, wie *Macrobiotus macronyx* (Det. dub., 70, p. 157) und *Macrobiotus dispar* (80, p. 368), halten eine O_2-Absperrung von 5 Tagen Dauer nicht aus; für den ersten werden 72 Stunden, also 3 Tage als überlebt, 5 Tage als meist letal angegeben. Von *Macrobiotus dispar*-Material erwachten nach 21 Stunden bereits 85% nicht mehr aus der Asphyxie. Erwähnenswert sind auch die Ergebnisse der zum Teil mit Erwärmung verbundenen Versuche mit im Wasser befindlichen Tardigraden unter der Luftpumpe. Da der O_2-Mangel einen Fortgang des aktiven Lebens unmöglich macht, und es den Tieren nicht möglich ist, die Tönnchenform im Wasser dauernd zu erhalten, also anabiotisch zu werden, so werden sie asphyktisch. Bis zum Tode in der Asphyxie sind diese Versuche (70, p. 156f., 169) nicht geführt worden, und auch die gewonnenen Zahlen an sich sind gleichgültig, aber sie zeigen unverkennbar zweierlei: der asphyktische Zustand ist das Zeichen einer Schädigung, und er bietet nicht die mit der Stoffwechselverminderung oder -sistierung verbundene Erhöhung der Widerstandsfähigkeit, die bei der trockenen Tönnchenform als eine Verringerung der Ansprüche an die äußeren Lebensbedingungen bis zur Indifferenz gegen diese zum Ausdruck kommt. Ob in der Asphyxie, von der ihr Ende kennzeichnenden Wasserelimination abgesehen, ein annähernd normaler Stoffwechsel stattfindet, also der Unterschied in den Ansprüchen an die äußeren Lebensbedingungen zwischen Asphyxie und Anabiose erklärt werden kann mit einer nicht so weit gehenden Herabsetzung der Lebensintensität in der Asphyxie, bliebe noch zu untersuchen. Einstweilen führen eigene Versuche und die Durchsicht der Literatur zur Auffassung der Asphyxie als einer pathologischen Störung des Wasserregulationsvermögens der Körperzellen, von denen in diesem Zustand eine im Vergleich zu aktiv lebenstätigen Zellen erhöhte Widerstandsfähigkeit nicht zu erwarten ist. Es wird freilich angegeben, daß asphyktische Tiere gegen Licht und beinahe ebenso gegen elektrische Ströme indifferent sind (70, p. 169, 170). Da Sonnenlicht, und zwar anscheinend die langwelligen Strahlen auf die Tönnchenformen, kurzwellige auf die aktiv lebenstätigen Tiere schädlich wirken sollen (vgl. S. 152, 201), erscheinen die Angaben über den fehlenden Einfluß des Lichtes auf asphyktische Tiere ebenso wie die zitierten über die anderen Stadien durchaus nachuntersuchungsbedürftig. Als Zeichen einer Schädigung ist jedenfalls auch der Eintritt der Asphyxie nach chemischen (Methylen-

blau) und thermischen Einflüssen zu verstehen, über die sich im folgenden Mitteilungen finden (vgl. S. 233, 239). Bisher unverständlich erscheinen die Versuche, in denen Tönnchenformen, also anabiotische, trockenstarre Tiere, in sauerstofffreier Atmosphäre angefeuchtet wurden (169, p. 549). Es soll dann nicht, wie vielleicht zu erwarten gewesen wäre, Asphyxie eingetreten sein, sondern die Tönnchen sollen während der bis zu 7 Stunden ausgedehnten Beobachtungszeit überhaupt nicht gequollen sein, und die Quellung soll erst nach weiteren 2 Stunden Aufenthaltes in gewöhnlicher, O_2-haltiger Umgebung eingetreten sein. Bei Mangel an O_2 entstehen in aktiv lebenstätigen Zellen Säuren, welche eine Quellung der Gewebe veranlassen, sodaß hier das Ausbleiben der Quellung im O_2-freien Medium ganz unverständlich ist. Vielleicht sollte man an eine Lähmung der Zellen durch O_2-Mangel, an einen durch Narkose bewirkten Verlust der Fähigkeit der Wasseraufnahme denken, aber da die Cuticula der Tardigraden wasserdurchlässig ist, müßten die Zellen trotzdem rein mechanisch quellen, wie das abgestorbene Tönnchen tun.

Auch anabiotische, in Trockenruhe befindliche Eier der Meeres- wie Moostardigraden werden bei Anfeuchtung oft asphyktisch, was namentlich für die Totaluntersuchung von späteren Entwicklungsstadien besonders günstig ist (80, p. 337). Es dringt, bevor die Entwicklung weitergeht, so viel Wasser in die Zellen des Embryo ein, daß alle Anlagen maximal dilatiert werden. Eine allmählich sich steigernde Undurchsichtigkeit des Eies zeigt an, daß das osmotische Gleichgewicht zwischen Eiinnerem und umgebendem Wasser wieder hergestellt und so eine Vorbedingung für den Fortgang der Entwicklung erfüllt ist.

Echiniscoides sigismundi, der einzige daraufhin untersuchte Meerestardigrade, verträgt Süßwasser, welches ihn nicht nur im Versuch, sondern auch in der von ihm bewohnten *Enteromorpha* der Brandungszone während der Ebbe bei starkem Regen umgeben kann. Die Art vermag 3 Tage lang in asphyktischem Zustand in Süßwasser lebensfähig zu bleiben. Das Eindringen des Süßwassers erkennt man an der starken Quellung, die, sobald die Tiere ins Süßwasser eingesetzt worden sind, erfolgt und sehr schnell ihr Maximum erreicht. Auch gekochtes Süßwasser und Aqua dest. hält *Echiniscoides* in asphyktischem Zustand aus. Entsprechend der größeren osmotischen Spannung ist die Schrumpfung derjenigen Tiere, die aus Aqua dest. in Meerwasser zurückgebracht worden sind, stärker und anhaltender, als bei den aus Süßwasser stammenden, und die letzten wachen im Meerwasser sofort, die aus Aqua dest. erst innerhalb von 1—2 Stunden aus ihrer Asphyxie auf (80, p. 369). Die osmotische Anabiose mariner Harpacticiden, die R. Issel beschrieben hat[1]), ist dieselbe Erscheinung.

[1]) Boll. Mus. Zool. Anat. comp., Univ. Genova, Ser. 2a, Vol. 7 (1927), Nr. 15, p. 1—7.

3. Encystierung

Neben den inaktiven Lebenszuständen Anabiose und Asphyxie, während deren die Tardigraden lediglich von ihrer gefalteten oder gestreckten Körpercuticula bedeckt sind, kommt noch ein weiterer Ruhezustand, das Cystenstadium, vor, während dessen Dauer das

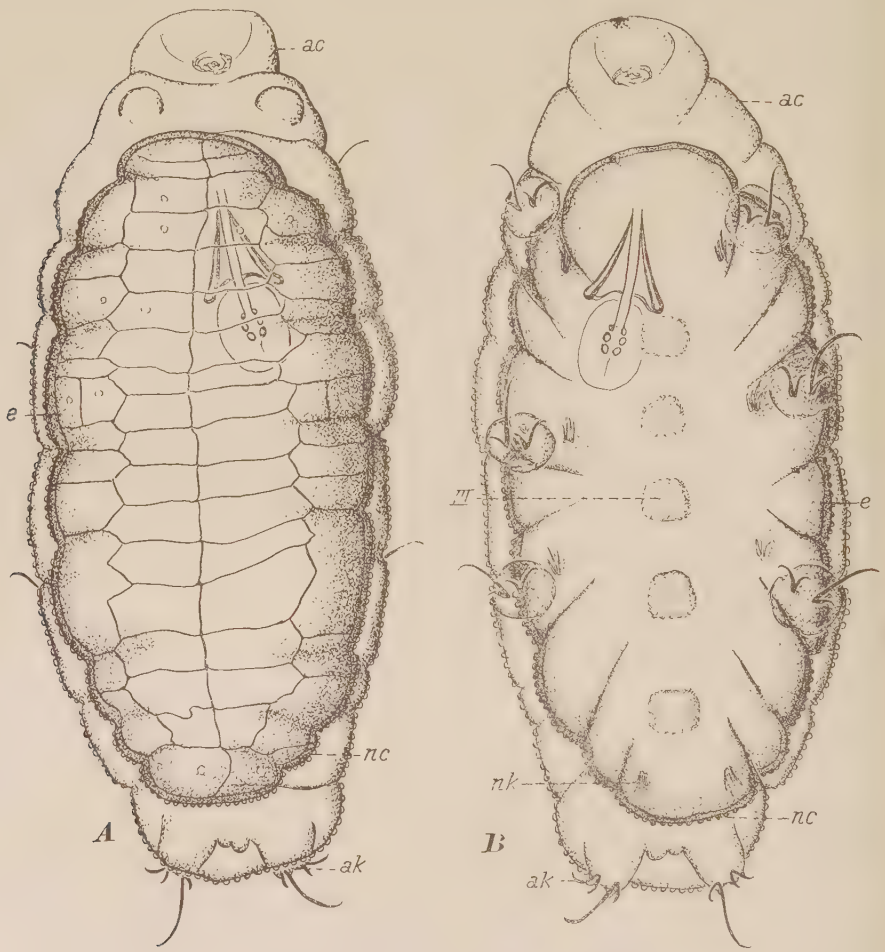


Fig. 126. Dorsal- (A) und Ventralansicht (B) von neugebildeten Cysten von *Hypsibius oberhaeuseri* (granulierte Form). Etwa 200 : 1. (Nach 77.)

Tier von einer besonderen Hülle, der Cystenhülle, umgeben ist. Sowohl die Phänologie des Cystenstadiums, namentlich die morphologischen Veränderungen des Tieres innerhalb der Hülle, wie auch die Physiologie der Encystierung und die ihr Zustandekommen bewirkenden Ursachen sind noch wenig bekannt. Die Encystierung stellt sich als „Ruheperiode", vielleicht auch als „Schutzeinrichtung" für das Tier dar, aber damit ist noch keine Analyse der sie auslösenden Faktoren gegeben. Die

Cystenbildung verläuft zunächst wie eine Häutung, denn das Tier kontrahiert sich innerhalb seiner Cuticula, welche etwas aufquillt (Fig. 126). Ob ebenso wie bei der Häutung der Körpercuticula erst die Hartteile des Buccalapparates ausgestoßen und erneuert werden, also das Cystenstadium auf ein Simplexstadium folgt, ist nicht bekannt. An der Mundöffnung der alten Cuticula hängen Fetzen von der cuticularen Auskleidung der vordersten Abschnitte des Stomodaeums (186, p. 496); diese Fetzen können aber ebenso gut bei der Loslösung des Tieres von der alten Cuticula hängen geblieben sein, wie sie Reste einer vorherigen Häutung des Buccalapparates sein können. Die Extremitäten werden aus der alten Cuticula herausgezogen und der Körper durch Einziehen des Oralabschnittes und der Beine etwa der Form eines Eies genähert. Wie weit die bei der Encystierung zweifellos beträchtliche Wasserabgabe und vielleicht auch Defäkation zur Volumenverringerung des Tieres beitragen, ist noch nicht bekannt. Die Wasserabgabe geht freilich nicht so weit, wie bei dem Übergang aktiv lebenstätiger Tardigraden zur Tönnchenform, sondern die Cysten enthalten tropfbares Wasser. Dementsprechend vertragen Cysten auch nicht die weitgehende Erhöhung der Temperatur wie die Tönnchen, sind vielmehr zum Beispiel nach 3stündiger Einwirkung von + 60° C tot (115, p. 365). In der Regel werden die Beine vollständig eingezogen und die neuen Krallen gegen das Bein zurückgeschlagen (186, p. 498); bei unvollständiger Einziehung resultieren diesen Beinen entsprechende Vorwölbungen der Cystenhülle (Fig. 128).

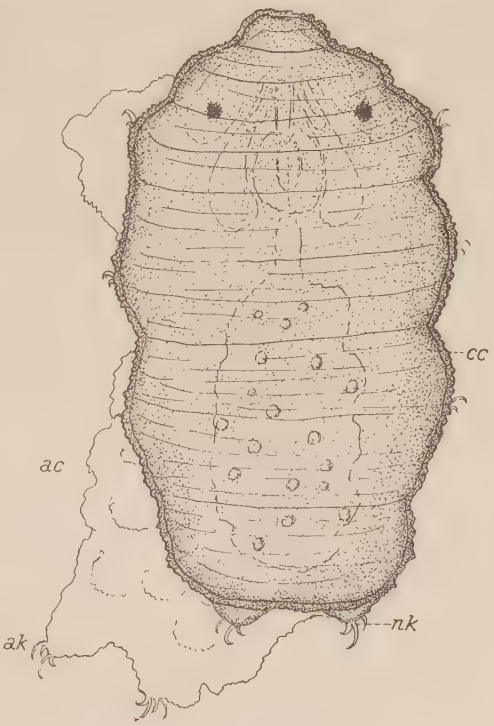


Fig. 127. Dorsalansicht einer älteren Cyste von *Hypsibius nodosus*. Etwa 200 : 1. (Nach 81.)

Nachdem die beschriebene Formveränderung erfolgt ist, arbeitet das Tier sich nicht aus seiner Cuticula heraus, wie bei der Häutung, sondern verbleibt in der alten Cuticula. Seine Bewegungen werden immer langsamer, bis es schließlich bewegungslos in der alten Cuticula

liegt. Die vor der Ablösung von der alten Cuticula (Fig. 126, *ac*) gebildete neue Cuticula (*nc*) verstärkt sich und wird zu einer dichten Cystenhülle (Fig. 127, *cc*), von der umschlossen das im Lauf einiger Stunden vollständig encystierte Tier monatelang ohne aktive Lebenstätigkeit verharrt. Meist, aber nicht immer, ist die Cystenhülle undurchsichtig, bald farblos, bald gelb, bald durch die unterlagernde Epidermis tiefbraun. Die Bewegungen sind bei dem encystierten Tier fast vollständig sistiert, zuweilen kann noch durch mechanischen Anstoß oder chemischen Reiz eine schwache Muskelkontraktion hervorgerufen werden (118, p. 475). Die alte, dünne Cuticula außerhalb der Cystenhülle bleibt nach LAUTERBORN (71) in den ersten Tagen nach vollendeter Encystierung mit der Cystenhülle durch zahlreiche Falten in Verbindung. Wenn LAUTERBORN, der Entdecker der Encystierung bei den Tardigraden, weiter angibt, die alte Cuticula schrumpfe mehr und mehr zusammen, sodaß schließlich die Cystenhülle etwa wie mit einem Gewirr von Stacheln und Leisten bewehrt sei, so möchte ich demgegenüber annehmen, daß diese Stacheln und Leisten Bildungen der Cystenhülle sind, die mit der alten Cuticula nichts zu tun haben. Diese verquillt vielmehr für gewöhnlich, reißt an verschiedenen Stellen ein und wird unter den Einwirkungen der Umwelt bald mehr, bald weniger vollständig von der Cyste gelöst, an der später meist nur einzelne Fetzen der alten Cuticula hängen (Fig. 127). Da über die einzelnen Cuticulae der Cyste Unklarheiten in der Literatur herrschen, sei noch einmal bemerkt, daß ein sich häutendes Tier mit der zweiten Cuticula aus der alten ersten (*ac*) herauskommt, während das sich encystierende die zweite Cuticula (Fig. 126, *nc*) zur Cystenhülle (Fig. 127, *cc*) verstärkt. Innerhalb der Cystenhülle kontrahiert sich das Tier noch weiter. Die Epidermis hebt sich von der Cystenhülle ab, und in den Zwischenraum

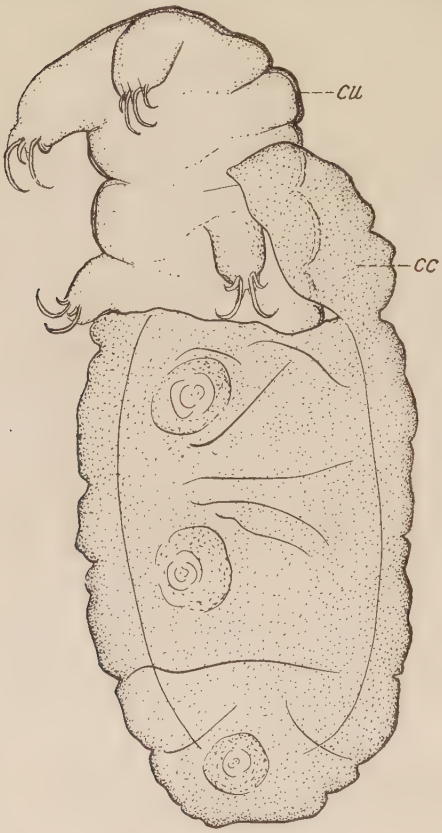


Fig. 128. *Macrobiotus dispar*, rückwärts die Cyste verlassend. Etwa 200 : 1. (Nach 89.)

zwischen Epidermis und Cystenhülle secernieren die Epidermiszellen eine dritte Cuticula. Von dieser dritten Cuticula bedeckt (Fig. 128, *cu*), kriecht das Tier aus der zurückbleibenden Cystenhülle, der zweiten Cuticula (Fig. 128, *cc*), und der ältesten, ersten Cuticula, sofern diese letzte nicht schon vorher zerrissen und abgeschwemmt worden ist.

J. Murray hat bei Cysten von *Macrobiotus dispar* die bereits erwähnte unvollständige Einziehung der Beine und die den herausstehenden Beinen entsprechenden Stümpfe oder Vorwölbungen der Cystenhülle beobachtet. Er meint, daß in diesen Fällen unvollständiger Kontraktion der Beine die Krallen zunächst nicht in die Cystenhülle einbezogen würden, sondern daß erst bei der späteren, nach Fertigstellung der Cystenhülle erfolgenden Kontraktion des Tieres die Krallen durch Öffnungen an den Stümpfen in das Innere der Cystenhülle gezogen würden (94, p. 840). Wanda von Wenck, die zwar die Stümpfe wiedergefunden hat (186, p. 501), konnte, von den Krallen an der alten Cuticula natürlich abgesehen, keine Krallen außerhalb der Cystenhülle von *Hypsibius megalonyx* finden und vielleicht eben deshalb auch keine Öffnungen am Distalende der Stümpfe.

Zur Erläuterung der Größenverhältnisse encystierter Tardigraden (*Hypsibius megalonyx*) diene die folgende Übersicht, die auch zwei Fälle enthält, in denen die Tiere sich nicht der Länge nach kontrahiert, sondern nur die Beine eingezogen hatten (186, p. 497).

Länge der alten Cuticula in μ.	164	208	208	240	240	256	320	320	480
Länge der Cystenhülle in μ. .	80	192	208	208	176	256	208	256	322

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß auch relativ junge Tiere sich zu encystieren vermögen; in Kulturen habe ich Cysten von 3—4 Wochen alten *Hypsibius convergens* beobachtet.

Es ist noch nicht unbedingt auszuschließen, daß in längere Zeit liegenden, sogenannten älteren Cysten eine Histolyse des encystierten Tieres stattfindet, die auch als Ekdysis oder als Autometamorphose (115, p. 369) bezeichnet wurde. 14 Tage nach der Encystierung aufgebrochene Cystenhüllen enthielten bei *Hypsibius megalonyx*-Cysten Tiere mit sämtlichen, vollständig erhaltenen Organen (186, p. 489). Wenn man die alte Cuticula als erste und die Cystenhülle als zweite Cuticula bezeichnet, so ist die von der Epidermis innerhalb der Cystenhülle secernierte die dritte und, wie bereits gesagt, diejenige Cuticula, mit der das Tier die Cystenhülle verläßt; diese dritte Cuticula ist nach 14tägiger Cystenruhe bereits fertig gebildet, aber zu dieser Zeit noch sehr zart. Auch 4 und 15 Wochen alte Cysten von *Hypsibius megalonyx*, den Wanda von Wenck untersuchte, zeigten keinerlei Histo-

lyse, sodaß Murray's und Heinis' Befunde an *Macrobiotus dispar*- und *M. coronifer*-Cysten vielleicht als postmortale Veränderungen aufzufassen sind. Trotzdem muß zum Nutzen späterer Untersucher über ihre Ergebnisse hier kurz berichtet werden. Heinis (56, p. 45ff.) fand von 875 μ langen *Macrobiotus coronifer*-Stücken fast kreisrunde Cysten von 250 μ Durchmesser, in denen alle inneren und äußeren Organe, Beine, Krallen, Stilette, Schlundkopf nach seiner Darstellung nicht nur unsichtbar, sondern histolysiert waren. Alte Cuticula, Cystenhülle und neue Cuticula schildert er mit der hier gegebenen Beschreibung übereinstimmend. Die luteïnhaltigen Speicherzellen waren zu erkennen. Für die hier im Gegensatz zu Murray und Heinis vertretene Ansicht ist wichtig, daß Heinis aus derartigen Cysten Tiere nicht hat ausschlüpfen sehen. Er fand nur ein Tier im Bodensatz des Glases, das den Detritus ausschließlich cystenhaltiger Moosrasen enthielt. Dieser normale *Macrobiotus coronifer* braucht meiner Ansicht nach nicht aus einer histolysierten Cyste zu stammen, zumal auch Heinis von Cysten berichtet, in denen er die Augen, Schlundkopfeinlagerungen und Krallen der Tiere erkennen konnte. Murray hat die dunkelbraunen bis violettschwarzen, undurchsichtigen Cysten von *Macrobiotus dispar* studiert und konnte daher nur durch Aufbrechen der Cystenhülle die Veränderungen des Tieres erkennen. Er fand (94, p. 840) 2—3 Tage nach beendigter Encystierung ein vollständiges, zu einem Ellipsoid kontrahiertes Tier, nach einer Woche dagegen, von den noch erkennbaren Pigmentflecken der Augen abgesehen, eine beinahe amorphe Masse. Richters, der die weniger undurchsichtigen *Hypsibius dujardini*-Cysten untersuchte, konnte in ihnen die Augen und den Buccalapparat erkennen (156, p. 31). Später schließt sich Richters, obwohl er selber viele Cysten mit sämtlichen Organen und großen Speicherzellen gefunden und ganze Tiere aus diesen Cysten herausgedrückt hatte (159, p. 379), der Ansicht Murray's an und spricht davon, daß sich „sämtliche Organe mit Ausnahme der Augen und Fettzellen verflüchtigen und dann wieder neu anlegen" (163, p. 41). Aus Murray's weiteren Angaben über Cysten, in denen er nur noch Augen, dunkle Magen- und Speicherzellen erkennen konnte (94, p. 841), geht meiner Ansicht nach nicht mit Sicherheit hervor, ob dies, wie Murray meinte, normale ältere Cysten im Zustand partieller Histolyse, oder, wie ich meine, kürzlich abgestorbene Cysten unbekannten Alters sind. Bei *Macrobiotus echinogenitus*-Cysten und solchen, die vielleicht zu *Hypsibius oberhaeuseri* gehörten, hat Murray, wie er ausdrücklich angibt, keinerlei Anzeichen einer Histolyse gefunden (94, p. 842). Nederström's Beobachtungen an Cysten von *Macrobiotus pullari* und *Hypsibius prosostomus* (*Hypsibius tetradactylus*, 183, p. 32; 184, p. 247, 250), in denen er die Augen, den Buccalapparat und Speicherzellen erkennen und ein vollständiges Individuum herausdrücken

konnte (102, p. 22—23), sprechen gegen die Annahme einer Histolyse des encystierten Tieres. Reukauf hat in Cysten von *Macrobiotus ferdinandi* (nach 184, p. 246 ein Synonym zu *M. pullari*) zwar die Augenflecken, aber, wie auch bei *M. dispar*, nicht den Buccalapparat gesehen, den er in Cysten des *Hypsibius dujardini* stets beobachten konnte (127, p. 353). Wenn Rahm nach diesem Stande der Literatur sagt (115, p. 370), es ließe sich an der Tatsache der Autometamorphose kaum zweifeln, so kann ich ihm hierin nicht folgen. Eigene Untersuchungen an neugebildeten, wie in Kulturen gefundenen Cysten von *Hypsibius oberhaeuseri*, *H. nodosus* und anderen Arten sprechen gegen die Annahme einer Histolyse des encystierten Tieres. Es scheint mir für die Bestätigung oder Ablehnung der Murray'schen Ansicht nur die Beobachtung encystierter Tiere mit nicht allzu undurchsichtiger Cystenhülle maßgebend zu sein, und diese Beobachtungen sprechen durchweg gegen Murray's Annahme. An aufgebrochenen oder mikrotomierten Cysten, die eine Histolyse zeigen, ist nichts mehr von ihrer Lebensfähigkeit zu erkennen; bei gewaltsam eröffneten, vollständig erhaltenen, nicht histolysierten Cysten könnte eingewendet werden, daß diese Cysten, wenn man sie hätte leben lassen, noch der Histolyse unterlegen haben würden, oder daß sie schon vor der Untersuchung histolysiert gewesen wären. Nach meinen Untersuchungen muß ich freilich histolysierte Cysten für abgestorben halten.

In 4 Wochen alten Cysten fand Wanda von Wenck, daß die Speicherzellen, in denen sie zu Beginn der Encystierung gewöhnlich reichliche Nahrungseinschlüsse gesehen hatte, dick aufgequollen waren und wenige Körner enthielten (186, p. 499). Auf Schnitten solcher Stadien zeigen sich riesige Vakuolen in den Speicherzellen, deren Kerne und Plasma wie bei den siegelringförmigen Fettzellen an die Zellwand gepreßt sind, und die durch die Vakuolen so ausgedehnt werden, daß sie sich gegenseitig abplatten. Ob diese Vakuolen noch verflüssigtes Fett enthalten, oder das Fett aufgezehrt ist, und die Vakuolisierung, die als Symptom der Depression auch sonst in den Geweben der Tardigraden vorkommt (vgl. S. 18, 77), hier zur Degeneration der Speicherzellen überleitet, wäre noch zu untersuchen.

Die Dauer der Encystierung ist variabel, auch bei unter gleichen Bedingungen gehaltenem, einheitlichem Ausgangsmaterial. Die Cystenhülle wird nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Murray (94, p. 841) und Wanda von Wenck (186, p. 502) dorsal und caudal gesprengt (*Macrobiotus dispar*, *Hypsibius megalonyx*) und, wenigstens sicher von *M. dispar*, rückwärts kriechend verlassen (vgl. Fig. 128). Das Auskriechen dauert mehrere Stunden (94, p. 841). Murray schien es eine große Anstrengung für das Tier zu bedeuten, jedenfalls sah er, daß bei *Macrobiotus dispar* eine längere Ruhepause eintrat, nachdem das Tier in langen Bemühungen die Hinterbeine aus der Öffnung der

Cystenhülle herausgezwängt hatte. Diese Ruhepause könnte freilich auch eine Periode der Wasseraufnahme sein, ähnlich etwa der asphyktischen Quellungsstarre mancher befeuchteter Tönnchenstadien; jedenfalls besitzt das aus der Cystenhülle frei gewordene Tier wieder seine ursprüngliche, zum Beispiel bei *Macrobiotus pullari* die Länge der Cystenhülle fast um das Doppelte übertreffende Größe.

In Wanda von Wenck's Material encystierten sich Tiere mit leerem Darm (186, p. 497), eine Defäkation vor der Encystierung (123, p. 16) hat sie nicht beschrieben. Auch ihre Freiland- wie Aquarienbeobachtungen machen es wahrscheinlich, daß *Hypsibius megalonyx* Hungerperioden in encystiertem Zustand überlebt. Nahrungsmangel könnte wohl die Encystierung auslösen, wie das zu der Aquarienbeobachtung paßt, daß mit Abnahme der Algenflora eine Periode der Encystierung einsetzte (186, p. 469—470). Die Beendigung der Cystenruhe könnte dann durch Verbrauch der Reservestoffe oder durch Sinken der Temperatur bewirkt werden, und so das Auftreten der genannten Species im Herbst, Winter und Frühjahr erklärt werden (die Artzugehörigkeit des W. von Wenck'schen Untersuchungsmaterials ist noch nicht sichergestellt). Von *Hypsibius convergens* hielt ich im Doppelfenster Kulturen in Moos mit Wasser und in Algen mit Wasser vom gleichen Fundort. Die ersten zeigten wohl gelegentlich vereinzelte Cysten, aber im ganzen doch während der Beobachtungszeit (Mai 1928 bis Mai 1929) stets hauptsächlich aktiv lebenstätige Tiere. Die zweiten, deren Algenflora Anfang Juni abnahm, encystierten sich sämtlich plötzlich und verließen im November die Cystenhüllen. Diese Beobachtung würde die Cystenbildung als Folge von Nahrungsmangel erkennen lassen. Ob die Excystierung eine Folge der Temperaturerniedrigung oder des Verbrauches aller Reservestoffe ist, müßte durch Temperaturversuche mit Cysten festzustellen sein. Die einzige Ursache der Encystierung ist der Nahrungsmangel offenbar nicht; bei Aquarienmaterial von *Macrobiotus dispar* und in Kulturen von *Hypsibius convergens* traten Encystierungen auf, als die Wassertemperatur über + 24° C stieg (80, p. 369), bei Freilandmaterial von *Macrobiotus dispar* bei Eintritt von Frost (94, p. 849). Die oben beschriebene, als Reaktion auf leichte Schädigung einsetzende Häutung (vgl. S. 170) könnte man als vorübergehende Encystierung bezeichnen, wobei die sich ablösende Cuticula an die Stelle der permanenten Cystenhülle tritt. Vielleicht könnte durch experimentelle Änderung der natürlichen Existenzbedingungen ermittelt werden, welche weiteren Umweltsfaktoren Encystierung und Excystierung auslösen können.

Cysten sind von Macrobioten und Hypsibien (einschließlich *Diphascon*) bekannt, und zwar von Moos- wie sogenannten Süßwasserformen. Murray gibt an, daß sie auch bei Echiniscen vorkommen (94, p. 842). Im Hinblick auf seine Abbildung (94, tab. 44, fig. 6) eines

unter Reduktion der inneren Organe encystierten, meiner Meinung nach vielleicht bei der Häutung nicht aus seiner alten Cuticula herausgekommenen und abgestorbenen *Echiniscus perarmatus* müßte die Encystierung bei Echiniscen noch bestätigt werden.

V. Ökologie und Verbreitung der Tardigraden

1. Der Wohnraum

Tardigraden kommen im Meere, im Süßwasser und auf dem Lande vor. Die Landformen sind eigentlich auch Süßwassertiere, denn nur von Wasser rings umgeben (96, p. 83) sind sie aktiv lebenstätig. Ihr Verdunstungsschutz ist durchweg unvollkommen, am weitesten geht er wohl bei den stark gepanzerten unter den *Echiniscus*-Arten, zum Beispiel *Echiniscus blumi*.[1]) Die Größe der ökologischen Valenz der Landtardigraden wird durch ihre Fähigkeit, Trockenperioden im anabiotischen Zustand zu überleben, bedingt. Die den Tardigraden unter den rezenten Tieren am nächsten stehenden Protracheaten sind Feuchtlufttiere, ebenso meist die niedrigsten Eutracheaten (Symphylen, Pauropoden, Apterygoten), aber das berechtigt noch nicht, die terrestrische Lebensweise als die primäre bei den Tardigraden anzusehen. Im Hinblick auf das natürliche System der gesamten Klasse, nach dem die meisten von den marinen Formen als primitiv gelten, wird man vermuten dürfen, daß die marine Lebensweise bei den Tardigraden die primäre ist. Die Vorstellung, daß die ursprünglichsten Tardigraden zur Bodenfauna des Litorals, etwa im Flachwasser, gehört haben, paßt am besten zu dem natürlichen System und zu ihrer als Gang, Klettern oder Kriechen, nicht als Schwimmen ausgebildeten Lokomotionsweise; sie macht es außerdem verständlich, daß ein engerer systematischer Zusammenhang (Ordnung Heterotardigrada) zwischen auch heute im Flachwasser lebenden, rein marinen Formen (Unterordnung Arthrotardigrada) und solchen Landformen (Unterordnung Echiniscoidea) besteht, zu deren Vorläufern eine Form der Gezeitenstufe (*Echiniscoides*) gehört. Die Gewöhnung an Süßwasser, das ja praktisch die Landformen in ihrem aktiven Leben umgibt, wie auch an zeitweilige Trockenheit und schnellen Temperaturwechsel kann in der Gezeitenstufe eingetreten sein; der Übergang aus dem Flachwasser in die Gezeitenzone und von da in die feuchten Moospolster scheint mir eine ökologische Entwicklungsfolge zu bilden, die gut paßt zu dem natürlichen System der Tardigraden, wie es aus der stammesgeschichtlichen Erörterung resultiert (vgl. S. 552).

Die im nachstehenden noch zu behandelnden Süßwassertardigraden, genauer die ausgesprochen hygrophilen stenohygren Formen, sind

[1]) Auf Korrelationen zwischen Dicke der Cuticula und Milieubeschaffenheit ist bereits hingewiesen worden (vgl. S. 5).

sekundäre Wassertiere[1]), das heißt, wenn man die Moosformen unter Vernachlässigung der dünnen, sie umgebenden Wasserschicht als Feuchtlufttiere bezeichnet, aus dem feuchten Moos ins Süßwasser übergegangene Arten, die zum Teil jedenfalls die Fähigkeit auszutrocknen wieder verloren haben. Abgesehen von diesem letzten Merkmal, das vielleicht bei manchen Species die Unterscheidung physiologisch verschiedener, morphologisch nicht getrennter Arten bedingt, sind die ökologischen Grenzen zwischen Feuchtlufttardigraden und Süßwassertardigraden durchaus fließend: an dauernd nassen Biotopen, etwa Moosen an Seeufern, leben sehr viele sogenannte Landformen[2]), und es wäre vollständig falsch, wenn man etwa in *Sphagnum*-Tümpeln oder mehrere Zentimeter hoch überfluteten Moosen gesammelte Arten nur durch Vergleich mit den Diagnosen der sogenannten Süßwassertardigraden zu determinieren versuchen würde. Von den zwei großen Gruppen der Landtardigraden, den *Echiniscus*-artigen (*Oreella*, *Parechiniscus*, *Echiniscus* und *Pseudechiniscus*) und den Eutardigraden (*Macrobiotus*, *Hypsibius*, *Milnesium*), zeigt die zweite in viel stärkerer Weise als die erste die Tendenz, auch das Süßwasser zu besiedeln. Damit sollen die Echiniscen keineswegs als Trockenlufttiere bezeichnet werden, denn in trockenen Moosen sind sie ebensowenig lebensfähig, wie die Eutardigraden, von denen man anabiotische Stadien aller drei Genera (*Macrobiotus hufelandii*, *Hypsibius oberhaeuseri*, *Milnesium tardigradum* und viele andere) in lufttrockenen Moosen, die langdauernder und mehrfach im Jahr wiederholter Austrocknung unterliegen, ebenso findet, wie anabiotische Stadien von Echiniscen. Aber die Formen, die nicht nur in der Uferzone, sondern auch dauernd im Süßwasser leben, wie die später noch aufzuzählenden hygrophilen stenohygren Arten, sind sämtlich Eutardigraden. Man könnte vielleicht auf die vollkommeneren Exkretionsorgane der Eutardigraden hinweisen und sagen, daß nur für Arten aus dieser Ordnung, in der exkretorische Rectalanhänge (Vasa malpighii) ausgebildet sind, eine dauernde Besiedelung des Süßwassers möglich war, da nur sie das ständig in ihren Körper eindiffundierende Süßwasser in ausreichender Weise herausschaffen konnten. Da aber eine ganze Reihe von Echiniscen in nassen Ufermoosen gefunden worden sind (85, p. 683—688), in denen kaum eine Möglichkeit besteht, Süßwasser, das allmählich in zu großer Menge in den Körper eingedrungen ist, etwa durch eine Austrocknung beim Übergang in das Tönnchenstadium los zu werden, und ich in 8 Monate lang dauernd naß gehaltenen Kulturen von Echiniscen keine Schädigungen erkennen konnte, so dürften doch wohl nicht die vollkommeneren Exkretionsorgane den Eutardigraden die Besiedelung des Süßwassers

[1]) Hesse, R., Tiergeographie auf ökologischer Grundlage (1924), p. 49.

[2]) Mit Recht werden in R. Hesse's Tiergeographie (1924), p. 362, die Moostardigraden als Süßwassertiere den Bewohnern periodischer Kleingewässer angeschlossen.

ermöglicht haben. Nicht von dem Aufenthalt in dem capillaren Wasserhäutchen zwischen dem Moos oder im Süßwassertümpel ist die Menge des in den Tardigradenkörper eindiffundierenden Wassers abhängig, sondern von den Unterschieden in der Permeabilität der Cuticula, wie das im Nachtrag beschrieben wird (vgl. S. 565). Die Wasserregulation bei den Tardigraden ist, wie aus der Asphyxie in den aktiven Lebenszustand zurückkehrende Echiniscen beweisen, nicht an die Zellen der Vasa malpighii gebunden. Bei der Annahme der Tönnchenform wird zwar im Effekt der Wassergehalt des Tieres vermindert, aber es liegen keine Beobachtungen vor, daß die Annahme der Tönnchenform als Reaktion auf zu reichliche Wasseraufnahme eintritt. Es ist anzunehmen, daß alle Süßwassertardigraden eingeschwemmt, also passiv in diesen Biocyclus gelangt sind. Die Echiniscenkralle stellt ein wirksameres Klammerorgan dar, als die der Eutardigraden, worauf bei Besprechung des Krallenbaues (vgl. S. 29), wie des Ausspülens der Gelege (vgl. S. 160) bereits hingewiesen worden war. Außerdem besitzen viele Echiniscen cuticulare Anhänge, die wohl eine Ausschwemmung erschweren könnten. Diese wirksamer als bei den Eutardigraden gestalteten Organe der Verfestigung mit dem Substrat bei den Echiniscen erklären vielleicht das Zurücktreten der Echiniscen in Süßwasseransammlungen. Es muß schließlich auch betont werden, daß unsere Kenntnisse über Vorkommen und Lebensweise der Tardigraden noch sehr lückenhaft sind, sodaß neue Tatsachen die alten Erklärungsversuche ausschalten und neue erfordern werden.

Bei der Widerstandsfähigkeit der meisten Tardigraden gegen Verminderung und auch zeitweilige Vermehrung ihres Wassergehaltes, wie sie in den Erscheinungen der Anabiose und Asphyxie, sowie in der Resistenz der Moosformen gegen Salzlösungen (vgl. S. 238) zum Ausdruck kommt, erscheint auch der bisher für eine Art der Süßwassertardigraden festgestellte Übergang ins Brackwasser nicht als Besonderheit. Der eine diesbezügliche Fund betrifft den *Macrobiotus macronyx* im Finnischen Meerbusen bei $1{,}80\,^0/_{00}$ Salzgehalt (102, p. 14). Wie *Macrobiotus macronyx* dem Kreise der Landtardigraden entstammt, so ist auch *Hypsibius stenostomus* (vgl. S. 494), die bisher einzige marine Eutardigradenart, eine sekundäre Meeresform. Bei mehreren Süßwassertardigraden, wie *Macrobiotus macronyx* und *M. dispar*, *Hypsibius granulifer*, *H. megalonyx*, *H. augusti* und *H. dujardini*, sind die Krallen besonders groß, das Gleiche gilt von dem sekundär marinen *Hypsibius stenostomus*, und ganz auffällig ist die Stärke der Haftapparate bei den primär marinen Heterotardigraden, also den Arthrotardigraden und *Echiniscoides sigismundi*, auf deren Spezialanpassungen bei der Besprechung ihres Wohnortes noch hinzuweisen sein wird.

Batillipes mirus lebt im oberen Litoral, wurde z. B. an der Helgo-

länder Düne in 1—$1^1/_2$ m Tiefe gefunden und ist in der Kieler Föhrde, wo A. Remane[1]) das reguläre Wohngebiet der Art entdeckt hat, in wenige Centimeter tiefem Wasser häufig, kommt aber auch noch bis zu 3 m Tiefe in Menge vor (76, p. 521). Remane nennt ihn und *Turbanella hyalina* (Gastrotr. Macrodasyoid.) als die Charaktertiere der ganz flachen Strandzone mit feinerem Sand in der Kieler Bucht.[2]) In größeren Tiefen (8 m) findet sich die Art in der Kieler Föhrde selten, die ersten Funde aus 20 m Tiefe (156, p. 37) betreffen wahrscheinlich verschwemmte Stücke. *Batillipes* ist eine Sandform, auch das westatlantische Material Hay's, das durch Auswaschen der Braunalge *Dictyota* gewonnen worden ist (52, p. 251), dürfte aus Sand stammen, der sich auf oder zwischen dem Tang befunden hatte. Die ausgesprochen positive Thigmotaxis, wie auch die Bewegungsweise der Form sind bereits beschrieben worden (vgl. S. 150, 153—154). Bei stürmischem Wetter geht *Batillipes* tiefer in den Sand hinein, wie Remane das auch von den übrigen Tieren der Sandfauna beobachtet hat. Aber auch bei stillem Wasser kriecht das Tier nicht auf dem Sand umher, sondern klettert zwischen den Sandkörnchen und schmiegt sich bei plötzlicher Wasserbewegung mit den basal klebrigen Haftlappen (vgl. S. 23, 53) fest an ein Sandkorn an (vgl. S. 151). Auf diese Weise können die Tiere nur mit dem Sand gemeinsam verfrachtet werden, bleiben also entweder durch die Schwere des Sandes vor Dislokationen geschützt oder werden nur durch schwere Grundseen mitsamt ihrem Wohnmedium transportiert. Wie eng *Batillipes* auf dichten Sand angewiesen ist, zeigen die Versuche, ihn mit nur einzelnen Sandkörnchen im Untersuchungsgefäß zu halten. Durch das Sekret der Extremitätendrüsen und die vielen Anhänge des Körpers unterstützt, haften Detritus und Bakterienklumpen in solchen Untersuchungsgefäßen in derartiger Menge an den Tieren, daß sie nach 4—5 Stunden optisch vollständig unbrauchbar werden. Sobald außerdem die Haftläppchen der Extremitäten von derartigen Partikeln verklebt sind, kann der *Batillipes* sich nicht mehr an das Substrat anheften und fällt auf den Rücken, ohne sich wieder aufrichten zu können. Bringt man zu einem so verklebten, noch etwas bewegungsfähigen Tier soviel Sand, daß dieser den Boden der Uhrschale in einer Lage bedeckt, so beginnt der *Batillipes* sich zwischen die Sandkörnchen zu zwängen, über sie hinweg und unter ihnen durchzukriechen. Zerteilt man den Sand nach etwa einer Stunde, so findet man das Tier von allen Schmutzteilchen frei und mit normaler Lokomotionsfähigkeit. An Exemplaren, die man aus den Haltungsgefäßen fängt, die mit einer maximal 6 mm hohen Sandschicht bedeckt sind (76, p. 522), haftet niemals irgendwelcher Detritus; das Kriechen zwischen den kantigen, beweglichen Sandkörnern

[1]) Zool. Anz., Bd. 61 (1924), p. 290.
[2]) Zeitschr. Morph. Ök., Bd. 7 (1927), p. 673.

hält die Tiere sauber. Während alle anderen bisher auf ihre Ernährungsweise untersuchten Tardigraden, das sind *Echiniscoides* und die Moos- wie Süßwasserformen unter den Echiniscoidea und Eutardigrada, inmitten ihrer Nahrung sitzen und zwischen ihren Algen- und Moosrasen weiden, sucht *Batillipes* Diatomeen und andere Algen zwischen dem Sand.

Über die Lebensweise des in antarktischem Grundschlamm gefundenen *Bathyechiniscus tetronyx* ist nichts weiteres bekannt, da von dieser Art nur ein Exemplar vorliegt, das beim Fang anscheinend schon abgestorben war.

Als Epöke oder Ektoparasit auf den Mundtentakeln von *Leptosynapta inhaerens* (*galliennei*) lebt *Tetrakentron synaptae*, das bisher nur von der bretonischen Küste bekannt ist. An anderen Körperteilen der Holothurie ist die Art nie gefunden worden. Das epökische Vorkommen ist kein bloß zufälliges, da die Art sich regelmäßig und in großer Stückzahl an den genannten Stellen findet, und von den Tentakeln abgelöste Tiere bei erneuter Berührung mit ihnen sofort auf sie zurückkriechen (vgl. S. 150). Ob *Tetrakentron* von dem Inhalt der Epidermiszellen des Wirtes lebt, ist nicht sicher bekannt. Deutlich erkennbar sind die Anpassungen dieser Art an die epizoische Lebensweise. Der breite, dorsoventral abgeflachte Körper (vgl. S. 2, 4, Fig. 19) besitzt eine lockere äußere Hülle, die eine weitere Oberflächenvergrößerung darstellt, und die Beine sind flach vom Körper weggestreckt, sodaß die Ventralseite des Tieres auch bei der Lokomotion das Substrat berühren dürfte. Der Bau der podialen Terminalorgane bedingt bei dieser Form eine so innige Verfestigung mit der Unterlage wie bei keiner anderen Tardigradenart, dementsprechend finden sich bei *Tetrakentron* die im Verhältnis zur Körperlänge größten Krallendrüsen (vgl. S. 31, 33). Auch die Muskelzellen des ganz auf Adhäsion gebauten Tieres sind besonders stark.

Halechiniscus guiteli ist von zwei Fundorten in mehreren Exemplaren aus dem auf Austernschalen abgelagerten Schlamm gesammelt worden (151, p. 80, 83); da aber keine Beobachtungen über das in seiner Umwelt lebende Tier vorliegen, ist aus den Fundnotizen kein sicherer Schluß auf seinen normalen Wohnraum zu ziehen. Die Art der Ernährung und Bewegung, wie etwaige mit der Lebensweise korrelierte Besonderheiten der Organisation dieser Species sind nicht bekannt.

Unter den Echiniscoidea ist *Echiniscoides sigismundi* als eine in der Gezeitenstufe der europäischen Küsten zeitweiliger Aussüßung und Austrocknung des Wohnraumes ausgesetzte Art im vorstehenden bereits mehrfach erwähnt worden; genauer ist das Wohngebiet an der Küste Helgolands untersucht worden (76, p. 492—493). Die Art lebt dort zwischen kurzwüchsiger, filzartiger *Enteromorpha*, die Pfähle, Mauern und Betonklötze überzieht. Die Tiere klettern geschickt und lebhaft zwischen den Pflanzen herum und kriechen auch, wie erwähnt, oft in

die Schläuche der Algen hinein (vgl. S. 150). Entsprechend der Angabe Carlzon's, der von *Echiniscoides* bewohnte Algen mit dem Messer von ihrer Unterlage abschaben mußte (17; p. 139), fanden sich auch bei Helgoland meist nur die kurzen *Enteromorpha*-Rasen besetzt, nicht die als breite, wellige Lappen gewachsene große Form. Ausnahmsweise wurden auch an der großwüchsigen *Enteromorpha* einige Exemplare angetroffen, aber die Algen stammten in diesen Fällen aus etwas weniger der Wasserbewegung ausgesetzten, nicht unmittelbar in der Brandungszone gelegenen „tidepools". Die Nahrung des *Echiniscoides*, *Enteromorpha*-Zellen, stehen ihm in den großwüchsigen, wie in den kurzen *Enteromorpha*-Überzügen zur Verfügung, aber nur zwischen den letzten können sich die Tiere einkrallen und bei bewegtem Wasser festhaken. In den großlaubigen und lockeren Algenarten, die ausgewaschen und auf ihre Mikrofauna hin untersucht wurden, wie *Chorda*, *Laminaria*, *Fucus*, *Polysiphonia*, *Porphyra* und anderen, fanden sich keine *Echiniscoides*. Auf die als Verfestigungsmittel an das Substrat in der Brandungszone stark beanspruchten und kräftig ausgebildeten Extremitäten ist bereits hingewiesen worden; schon Max Schultze hat diesen zwischen Lebensweise und Organisation bestehenden Zusammenhang nachdrücklich betont (174, p. 6—7). Auch das Einhaken der Krallen in die *Enteromorpha* und die besonders zahlreichen Extremitätenmuskeln von *Echiniscoides* unterstützen die Verfestigung in den Algen.

Die nicht unmittelbar miteinander verwandten Gattungen *Batillipes*, die marine Sandform des Seichtwassers, *Tetrakentron*, der Ektoparasit und *Echiniscoides*, die Form der Brandungszone des Meeres, besitzen über die vier normalen Extremitätenendigungen der Tardigraden hinausgehende Verfestigungseinrichtungen, in Korrelation mit den besonderen Bedingungen ihres Wohnraumes. Wenn es bei diesen engen Beziehungen zwischen Lebensweise und Organisation erlaubt ist, aus der letzten auf die erste zu schließen, müßte man auch für *Bathyechiniscus* annehmen, daß er unter Existenzbedingungen lebt, die seinen Zusammenhang mit dem Substrat gefährden. Es wäre demnach nicht, wie angenommen wurde (181, p. 479), der Grundschlamm das „Lebensmilieu" dieser Art.

Im Sinne einer Verfestigung mit dem Substrat sind unter den Moostardigraden die homonychen Echiniscen, wie *Parechiniscus*, *Oreella* und die übrigen Echiniscoidea außer *Echiniscoides* hier kurz bezeichnet seien, im Vorteil gegenüber den heteronychen Eutardigraden, und es war bereits das Zurücktreten der Echiniscen im Süßwasser mit ihren wirksameren Fixations- und Retentionseinrichtungen in Verbindung gebracht worden. Andererseits ermöglichen heteronyche Extremitätenendigungen eine schnellere Lokomotion, wie ein Vergleich der Laufgeschwindigkeit der homonychen Echiniscen und des

extrem heteronychen *Milnesium* zeigt (vgl. S. 158, 160). Eine ökologische Bedeutung der Fähigkeit schnellerer Ortsbewegung der heteronychen Formen ist nicht erkennbar. Aus der Geringfügigkeit der im Versuch nachweisbaren Reaktionen, wie sie Echiniscen wie Eutardigraden auch bei unmittelbarer Berührung mit der Futterpflanze zeigen, ist zu vermuten, daß für Tiere, die etwa durch Regen aus ihrem Wohngebiet verschwemmt werden, die Fortsetzung der aktiven Lebenstätigkeit an einem nicht vollständig ihren Bedürfnissen adäquaten Biotop nicht möglich ist. Daß vielleicht hinter ein Stück Rinde geschwemmte Tardigraden aktiv in ein etwa auf der Rinde wachsendes Moospolster gelangen, ist unwahrscheinlich. Den Faktoren der unbelebten Umwelt, durch welche die Existenz der Tardigraden gefährdet wird, wirken in der Organisation der Tardigraden entgegen die Krallen, die kräftige, in Spezialgruppen aufgelöste und daher zu differenzierten Leistungen geeignete Muskulatur, sowie Anhänge der Cuticula (viele Echiniscen, *Hypsibius ornatus* u. a.), also Bildungen, die das Tier in seinem Wohnraum festhalten; hinzu kommt die Fähigkeit, mehrere Wochen lang ohne Nahrungsaufnahme aktiv lebenstätig sein (Speicherzellen) und in den inaktiven Lebenszustand (Anabiose, Encystierung) übergehen zu können. Während der Anabiose sind sehr viele die Existenz eines aktiv lebenstätigen Tardigraden gefährdende Faktoren der unbelebten Umwelt unschädlich, und wenn das Tönnchen nicht gerade ins Meer oder in eine heiße Quelle geweht wird, kann es über 6 Jahre lang lebensfähig bleiben und gelangt vielleicht passiv während dieser Zeit an einen für die Fortführung seines aktiven Lebens geeigneten Biotop. Wenngleich physiologische Unterschiede in Bewegungsweise und Laufgeschwindigkeit oder in der Resistenz gegen wiederholtes Eintrocknen zwischen Echiniscen und Eutardigraden genannt werden konnten, und auch einzelne ökologische Besonderheiten der Echiniscen, die sich aus ihrer Panzerung und Krallenbildung erklären, teils schon erwähnt worden sind (Austrocknungsschutz, geringere Verschwemmbarkeit), teils im folgenden noch beschrieben werden (vielleicht eine Unangreifbarkeit für Nematoden), sind die Moostardigraden, Echiniscen und Eutardigraden ökologisch im wesentlichen doch als eine Einheit zu behandeln. Gewiß kann man sagen, daß man bisher keine sphagnophilen Echiniscen kennt, und daß bestimmte Arten unter den Eutardigraden besonders weit verbreitet sind, aber schon für den Versuch, etwa besonders stenoeke Species zusammenzustellen, würden die Unterlagen nicht ausreichen. Deshalb sollen auch alle derartigen Bemerkungen gleichsam als Anmerkungen der nachstehenden Liste der Wohnpflanzen der Tardigraden angefügt werden, und schon jetzt sei betont, daß von diesen Anmerkungen vieles zu berichtigen sein wird, sobald die ökologische Tardigradenforschung über die heute vorliegenden ersten Anfänge hinaus fortgeschritten sein wird.

Landtardigraden kommen in Flechten und Moosrasen, in Pteridophyten- und Phanerogamenpolstern vor; von den Moosen sind im folgenden nur solche genannt worden, in denen wiederholt Tardigraden, und zwar mehrere Species, gefunden worden sind.

Liste von Wohnpflanzen der Landtardigraden

Kryptogamen

Lichenes.
Xanthoria spec.
Parmelia saxatilis.
Physcia spec.
Collema spec.
Gyrophora spec.
Stereocaulon spec.

Bryophyta, Hepaticae.
Metzgeria furcata.
Lophozia quinquedentata.
Radula complanata.
Frullania dilatata[1]) und andere Frullanien.

Bryophyta, Musci.
Sphagnum-Arten.
Dicranum longifolium.
Dicranum congestum.
Dicranum albicans und andere *Dicranum*-Arten.
Leucobryum spec.
Barbula-Arten.
Tortula ruralis.
Tortula montana.
Grimmia commutata.
Grimmia pulvinata und andere *Grimmia*-Arten.
Rhacomitrium fasciculare.
Hedwigia albicans.
Bryum capillare und andere *Bryum*-Arten.
Polytrichum commune und andere *Polytrichum*-Arten.
Fontinalis antipyretica.
Neckera complanata.
Pterogonium gracile.
Homalothecium sericeum.
Pylaisia polyantha.
Brachythecium-Arten.
Hypnum cupressiforme.
Hypnum uncinatum und andere *Hypnum*-Arten.
Hylocomium schreberi.

Pteridophyta, Filicinae.
Asplenium ruta muraria.
Asplenium viride.

Pteridophyta, Lycopodinae.
Lycopodium selago (161, p. 6; 62, p. 9).

Phanerogamen

Angiospermae, Dicotylae.
Cerastium alpinum.
Alsine cherlerii.
Alsine spec.
Arenaria ciliata.
Silene acaulis.
Silene excapa.
Sempervivum gaudini.
Sempervivum tomentosum.
Sedum-Arten.
Saxifraga oppositifolia.
Saxifraga seguieri.
Saxifraga aspera.
Saxifraga moschata.
Saxifraga aizoon.
Lotus corniculatus.
Loiseleuria procumbens.
Androsace imbricata.
Androsace glacialis.
Haastia spec.

Angiospermae, Monocotylae.
Gräser.

Die hier aufgeführten Phanerogamen, außer *Sedum*, *Haastia* (96. p. 117) und den Gräsern, stammen aus den Hochalpen (62), wo sie dichte Rasen oder Polster bilden. An den Wurzeln von Gräsern gibt Greeff an, Tardigraden gefunden zu haben (50, p. 117), der Biotop

[1]) Gesperrter Druck kennzeichnet die besonders häufig in der Literatur genannten Wohnpflanzen.

ist von späteren Sammlern nicht bestätigt worden. In der für unsere Kenntnisse vom Vorkommen der Tardigraden in Polster- und Rosettenpflanzen grundlegenden Arbeit werden nur *Sedum*-Wurzeln als Tardigraden-bewohnt genannt (62, p. 4). Nach älteren Angaben scheinen auch *Sedum*-Blätter als Wohnraum der Tardigraden gelten zu müssen (3, p. 260). *Androsace helvetica* und *imbricata* sind für Tardigraden der Behaarung und der dicken Blattcuticula wegen nicht sehr geeignet (62, p. 23), vielleicht kommt hinzu, daß diese Pflanzen die windgefegten Stellen besiedeln. Die Tardigraden aus *Loiseleuria* dürften aus dem *Dicranum* stammen, von dem die Azalee an der betreffenden Stelle durchflochten war (62, p. 10). Oft fehlen Tardigraden in der gegen Austrocknung und Windschliff widerstandsfähigen *Alsine cherlerii* (*Cherleria sedoides*), deren Blätter steif sind. Ganz allgemein stehen die Polsterpflanzen in ihrer Besiedelungsdichte hinter den Moosrasen zurück, wahrscheinlich weil die meist dick cuticularisierten und vielfach behaarten Blätter für die Stilette der Tardigraden schwer anzustechen sind. Noch am meisten finden sich Tardigraden in den Saxifragen, deren Blattcuticula zarter ist; für diese Polster liegen nicht nur aus den Alpen, sondern auch aus der Arktis Tardigradenfunde vor (161, p. 3, 6). In Saxifragen leben die Tardigraden zwischen Blattrosetten, Knospen, Schuppen und abgestorbenen Teilen, an *Saxifraga bryoides* (*S. aspera*, var. *br.*) fanden sich *Pseudechiniscus suillus* stets im Inneren der kleinen, dicht gedrängten Blattköpfchen. Bei dem Vorkommen von Tardigraden in Phanerogamenpolstern ist auch an die Möglichkeit zu denken, daß die Tiere nicht die Blattzellen anstechen, sondern von den in den Polsterpflanzen enthaltenen Diatomeen, Desmidiaceen und Protococcales leben. Derartige Algen dürften auch die Nahrung der Tardigraden sein, die in den auf Umbelliferen (1, p. 166) und anderen Pflanzen, z. B. *Dipsacus*[1]) nach Regen sich bildenden Microwasseransammlungen gefunden worden sind. An Zweigstücken von *Silene acaulis* sitzen die Tardigraden häufig an der Basis der Blätter, das heißt, in den Blattachseln, im Winkel zwischen Blatt und Stamm. Die Tiere gehören dem Gebiet der grünen und der abgestorbenen Pflanzenteile an, nicht der Wurzelregion und dem das Polster unterlagernden Detritus (62, p. 16). Das Vorkommen von Tardigraden an den Wurzelfasern von *Sedum* (50, p. 117; 56, p. 98), von *Chrysosplenium alternifolium*, *Draba aizoides*, *Moehringia muscosa*, *Asplenium viride* und *Asplenium ruta muraria*, wo bisher sechs verschiedene Species gefunden worden sind, ist nicht die Regel; wenn Tardigraden an diesen Wurzeln in größerer Stückzahl gefunden wurden, war das Phanerogamenpolster von *Hypnum* durchwachsen oder wuchs zwischen Moos (56, p. 98—99). Derartige Mischrasen von Phanerogamen (*Sedum*) und Moos hat Carlzon für Eutardigraden besonders

[1]) Varga, L., Biol. Centralbl., vol. 48 (1928), p. 156.

günstig gefunden (17, p. 137). Bei planmäßiger Untersuchung des Eindringens der Moosbewohner in den Humus ist nur ein *Macrobiotus hufelandii*-Ei in 10 cm Tiefe unter einem Moospolster gefunden worden (60, p. 83), zweifellos ein Fall von passiver Verbreitung. Ebenso zu beurteilen ist meiner Meinung nach das Vorkommen von drei *Macrobiotus echinogenitus*-Individuen 15 cm tief in einem *Bryum*-Rasen (120, p. 12) und der Aufenthalt von Tardigraden zwischen dem Humus faulenden Laubes im Inneren des Kraters von Astroni (26, p. 2). Die eine Pflanze unterlagernde dicke oder dünne Humusschicht, über deren günstigen oder ungünstigen Einfluß auf die Tardigradenbesiedelung Widersprechendes mitgeteilt wird (140, p. 495; 141, p. 348), wirkt nur mittelbar durch die Pflanze auf die Tardigraden ein. Wie Humussäuren im allgemeinen eher nachteilig als indifferent für viele Tardigradenarten sind (vgl. S. 237), scheinen nach meinen Erfahrungen auch erhebliche Detritusansammlungen meist mit einer gewissen Verarmung der Tardigradenfauna in dem überlagernden Pflanzenpolster vereinigt zu sein. Freilich sind Moospolster mit einer Grundlage von organischem Detritus stets besser besetzt als solche mit reichlichem mineralischem Staub (140, p. 495) (vgl. S. 238). Eine Verarmung der humusreichen Moose könnte auch daran liegen, daß Rhizopoden, unter denen Tardigradenfeinde nachgewiesen worden sind (vgl. S. 244), durch reichlichen Humusgehalt begünstigt werden (62, p. 24). Teilt man mit Heinis (56, p. 3) die Polsterpflanzen- oder Moosfauna in bryophile und bryoxene Formen, so gehören die Tardigraden in die erste Gruppe, und zwar zu den Bryophagen, die vom Zellinhalt der lebenden Pflanze, meist der chlorophyllhaltigen Blattzellen, aber auch der Wurzelzellen, leben. „Allesfresser" (116, p. 155) sind die Tardigraden nicht (vgl. S. 144).

Flechten sind nicht häufig auf ihre Tardigradenfauna geprüft worden, vielleicht weil es schwierig ist, sie von ihrer Unterlage abzulösen und namentlich, den ausgewaschenen Detritus zu untersuchen; die oben zitierten Angaben stammen von Richters (140, p. 498; 141, p. 348), Nederström (102, p. 20, 21) und Cuénot (22a, p. 373). Flechtendurchwachsene Moose sind mehrfach als besonders reichlich von Tardigraden bewohnt bezeichnet worden (148, p. 54; 17, p. 137; 77, p. 334); nicht nur Echiniscen und *Milnesium* (163, p. 40), sondern auch Macrobioten und Hypsibien leben zwischen Flechten.

Wie bereits gesagt, sind in die oben zusammengestellte Liste der von Tardigraden bewohnten Moose nur diejenigen aufgenommen worden, die besonders häufig als tardigradenbesetzt in der Literatur aufgeführt werden; die Zahl der außerdem genannten Moosarten ist so groß, daß sehr viele Tardigradenarten als euryphag zu bezeichnen sind. Freilich sind aus derselben Moosart die Sammelergebnisse in verschiedenen Gegenden nicht die gleichen, so fand Nederström die Lebermoose im ganzen tardigradenarm (102, p. 20), während nach den Angaben

anderer die Hepaticae, namentlich die Frullanien (140, p. 495; 178, p. 13) als dicht besiedelt in die vorstehende Liste aufgenommen werden mußten. Tardigraden fanden sich gelegentlich in den Wassersäcken (Auriculae) an der Blattunterseite von *Frullania dilatata* und *F. tamarisci*, wo bei Austrocknung des Mooses die Feuchtigkeit sich am längsten hält. Bei Befeuchtung verließen die Tiere diese Stellen und kletterten auch auf den übrigen Teilen des Mooses umher, bei erneuter Austrocknung gingen sie da, wo sie sich gerade befanden, in das Tönnchenstadium über, ohne etwa die Wassersäcke wieder aufzusuchen (56, p. 82). Im Gebiet des Schwarzwaldes und Schweizer Juras (56, p. 31) und an mehreren anderen Fundorten (Ostpreußen, Mecklenburg, Südwestschweden) bewohnt *Echiniscus quadrispinosus* hauptsächlich *Frullania dilatata*, die Art findet sich aber auch in Laubmoosen (55, p. 715), Phanerogamenpolstern (62, p. 11) und in nassem Ufermoos (91, p. 642). In *Madotheca platyphylla*-Rasen, die nicht gerade reichlich von Tardigraden bewohnt sind, hat Heinis die trockenstarren Tiere zwischen Ober- und Unterlappen, von den Bauchblättern (Amphigastrien) etwas überdeckt, gefunden.

Polytrichum, *Dicranum* und *Rhacomitrium* gelten als zu derbblätterig für Tardigraden (140, p. 495; 163, p. 40), und vielleicht leben auch die in diese Moose im Tönnchenstadium verwehten Tardigraden von den zwischen dem Moos befindlichen Algen (161, p. 4). Trotzdem mußten unter Zugrundelegung der Fundnotizen von Richters, Heinis und Nederström diese Moose als wiederholt besiedelte in die Liste aufgenommen werden. Einen *Polytrichum*-Rasen aus den Pyrenäen fand ich reichlich besetzt, allerdings bestand dieses Polster nicht aus einem lockeren Rasen, wie meist bei dieser Gattung, sondern war recht dicht gewachsen. Über *Leucobryum glaucum* (56, p. 79; 77, p. 334) und *Hylocomium triquetrum* (56, p. 81; 102, p. 19) divergieren die Angaben der Untersucher bezüglich der Tardigradenbesiedelung, vielleicht weil die Umweltsbedingungen, unter denen diese Moose in den verschiedenen Sammelgebieten wachsen, verschiedene sind. Es gibt gewiß nicht nur auf die Feuchtigkeitsverhältnisse und die Belichtung bezügliche Unterschiede zwischen den Moosspecies, sondern auch solche, die in ihrer verschiedenen Dichtigkeit, Stellung der Blättchen und Festigkeit der Epidermis liegen, aber der Einfluß dieser Unterschiede auf das Vorkommen der Tardigraden ist noch nicht erkennbar. So fand Nederström (102) die Hypsibien des Subgenus *Diphascon* meist in weichen *Hypnum*-Arten, aber auch in hartblätterigem *Dicranum*, die Brachythecien im allgemeinen arm an Tardigradenarten und -individuen, aber in *Brachythecium reflexum* 6 Species. Eine gewisse Beziehung zwischen bestimmten Moosen und bestimmten Tardigradenarten zeigt sich bei den Torfmoosen, wie bei Erörterung der Feuchtigkeit als Umweltsbedingung für das Vorkommen der Tardigraden

gezeigt werden soll (vgl. S. 229). Aber diese, wie auch die im folgenden erwähnte Beziehung zwischen xerophilen Moosen und vielen Echiniscen, sind nicht echte Bindungen der Tiere an bestimmte Futterpflanzen, sondern an deren Standortsbedingungen. Wo weder ausgesprochene Xerophilie noch Hygrophilie der Moose vorliegt, wie etwa bei den Hypnaceae, ist die Tardigradenfauna durchaus gemischt, da nur sehr wenige Arten dauernde Nässe brauchen, und es xerophile Tardigraden nicht gibt. Pottiaceen und Grimmiaceen wachsen vielfach an trockenen Stellen und sind ziemlich hartblätterig, trotzdem aber oft sehr tardigradenreich. Vielleicht stellen diese Moose für viele andere bryophile Tiere ein Pejus-Gebiet[1]) dar, in dem die Tardigraden, namentlich die mit ihrem Panzer einen gewissen Verdunstungsschutz besitzenden Echiniscen, aber auch Eutardigraden, mit der oft für Pejus-Gebiete charakteristischen enormen Individuenzahl leben (vgl. S. 238). An *Orthotrichum anomalum* fand Heinis die Tardigraden an der Basis, auf der Innenseite der in feuchtem Zustand aufklappenden Blätter, wo sich die Feuchtigkeit am längsten hält (56, p. 80). Die weichblätterigen und mit zarter Cuticula versehenen Arten der Hypnaceen wie *Hypnum cupressiforme*, gehören zu den bevorzugten Wohn- und Futterpflanzen vieler Tardigradenarten. *Hypnum crista castrensis* dagegen scheint für Tardigraden ungünstig zu sein (102, p. 19), vielleicht, weil die straußenfederähnlichen Stämmchen dieser Art einzeln stehen und starre, nicht ineinander verflochtene Rasen bilden, wodurch die für die Erhaltung der Feuchtigkeit und für die Verfestigung der Tiere im Moos günstige Polsterdichte herabgesetzt ist.

2. Die Umweltsbedingungen

Sauerstoff und Wasser sind für das aktive Leben der Tardigraden die wichtigsten Bedingungen, da die Tiere lange, ohne zu fressen, aktiv lebenstätig sein können und Licht und Temperatur, soweit sie auf die Tardigraden in deren Wohnraum einwirken, von untergeordneter Bedeutung sind. Das O_2-Bedürfnis der Tardigraden und die Verminderung des Sauerstoffs als primäre Ursache des Übergangs in einen inaktiven Lebenszustand (Tönnchenform der Anabiose) sind bereits erwähnt worden (vgl. S. 148, 181). Die Bedeutung des Wassers ist für lebenstätige Echiniscen und Eutardigraden getrennt zu erörtern. Die Echiniscen sind nicht xerophil, sondern sie können nur im allgemeinen besonders lange bei relativ geringer Moosfeuchtigkeit aktiv lebenstätig bleiben. Wie bemerkt, können sie in nassen Moosen lange gehalten werden, und ihr Vorkommen an nassen Biotopen sei durch einige Formen aus den Ufermoosen der schottischen Lochs (85, p. 683ff.) belegt: *Echiniscus gladiator*, *E. reticulatus*, *E. wendti*, *E. viridis* (96,

[1]) Hesse, R., Tiergeographie auf ökologischer Grundlage (1924), p. 18, 26.

p. 153). *E. oihonnae*, *E. quadrispinosus* (91, p. 642), *E. spitzbergensis*, *E. granulatus* und *Pseudechiniscus suillus*. Keine dieser Arten ist auf dauernd feuchte Biotope beschränkt. Aus den Angaben über 3 Fundorte des *Pseudechiniscus cornutus* (147, p. 197; 56, p. 31; 58, p. 776) ist zu erkennen, daß diese Art hygrophil ist; der vierte bekannt gewordene Fundort (125, p. 14) entbehrt der ökologischen Charakteristik. Daß diese Art mit besonders geringer Ausbildung der Körperanhänge im Schlamm von Regentümpeln und in Moos aus der Umgebung dieser Tümpel gefunden worden ist, paßt zu dem oben (vgl. S. 219) über die Verschwemmung der Echiniscen und Eutardigraden Gesagten. Aus der Reihe der Eutardigraden werden als sphagnophile und damit hygrophile Arten genannt: *Macrobiotus pullari*, *Hypsibius augusti*, *H. dujardini*, *H. zetlandicus*, *H. hastatus*, gelegentlich auch *Hypsibius* (*Diphascon*) *scoticus* (56, p. 75; 102, p. 18). Die letzte Art, die auch an ausgesprochen trockenen Stellen vorkommt (17, p. 142), kann nicht als besonders hygrophil gelten (102, p. 19). Die vollständige Liste der vorzugsweise an sehr nassen Biotopen oder geradezu im Wasser lebenden Eutardigraden umfaßt nach dem heutigen Stand der Kenntnisse folgende 8 Species: *Macrobiotus pullari*, *M. ferdinandi* [erst von einem Fundort (127, p. 352) bekannt, nach 184, p. 246 dem vorigen synonym], *M. macronyx* [ein Fall des Vorkommens in einem trockenen Moos ist S. 203 erörtert worden], *M. dispar* [gelegentlich auch in Baummoosen und Phanerogamen (96, p. 117)], *Hypsibius granulifer* [bisher erst von einem Fundort (184, p. 252) bekannt], *Hypsibius megalonyx* [im Anschluß an 184, p. 252 von *Hypsibius dujardini* abgetrennte Art], *Hypsibius augusti* und *H. dujardini*. Zu diesen ausgesprochen hygrophilen stenohygren Species kann vielleicht noch *Hypsibius annulatus* gezählt werden, doch ist diese Art auch in Waldmoos gefunden worden (96, p. 118). Die unzureichend beschriebenen *Hypsibius paraguayensis* aus einem Bach in Paraguay (156, p. 32), *Hypsibius tetronyx* aus dem Nyassa-See (24, p. 236) mögen beiseite bleiben. Für *Hypsibius schaudinni*, *H. zetlandicus* und *H. hastatus*, die mehrfach an sehr nassen Biotopen beobachtet worden sind, reichen die ökologischen Angaben nur so weit, daß man diese Arten als hygrophil bezeichnen kann. Zwischen den Arten des *Sphagnum* und den stenohygren wie auch den euryhygren Formen bestehen nur graduelle ökologische Unterschiede, die sich in der zeitweise überfluteten Zone der Ufermoose vollständig verwischen. Diese Zone, die „grève inondable" Forel's ist oft besonders arten- und individuenreich an Tardigraden (85, p. 677). Das flache und auch an Seenrändern meist etwas bewegte Wasser des Uferstreifens ist reich an O_2, und das dort wachsende Moos, das bei höchstem Wasserstand überspült wird, hält die Feuchtigkeit lange zurück, sodaß diese Stellen die beiden Grundbedingungen des Lebens der Tardigraden, Sauerstoff und Wasser,

optimal erfüllen. Auch sogenannte echte „Landtardigraden" wie *Macrobiotus furciger*, *M. hufelandii*, *M. echinogenitus*, *Hypsibius verrucosus*, *H. sattleri*, *H. tuberculatus*, *H. nodosus* und *H. convergens* haben meine Frau Eveline und ich in dem mehrere Zentimeter hoch vom Wasser überfluteten Moos am Ufer eines Tümpels am Wannsee (bei Berlin) gefunden. Auch andere Arten der Eutardigraden sind in Landmoosen (L) und im Wasser oder zwischen nassen *Sphagnum*-Polstern und *Fontinalis* (W) gesammelt worden, als Beispiele seien die folgenden genannt: *Pseudechiniscus suillus* [L: Tirol, Vorarlberg, 81, p. 108; W: 59, p. 722], *Echiniscus spiniger* [L: 96, p. 131; W: 59, p. 722], *Macrobiotus intermedius* [L: 183, p. 47; W: 56, p. 100], *M. harmsworthi* [L: Göttingen, Sumatra, Marcus det.; W: 58, p. 776—778], *M. ambiguus* [L: 183, p. 50; W: 91, p. 645; 58, p. 777], *Hypsibius ornatus* [L: 102, p. 13; W: 96, p. 118], *Hypsibius papillifer* [L: 96, p. 141; W: 96, p. 118], *Hypsibius tetradactyloides* [L: 116, p. 191; W: Oldenburg, Ufer des Sager Meers, Marcus det.], *H. arcticus* [L: 96, p. 97—98; W: ibid.], *H. oberhaeuseri* [L: 56, p. 33; W: 56, p. 100]; *Hypsibius* (*Diphascon*) *alpinus* [L: Vorarlberg 81, p. 174; W: 96, p. 100]. *Hypsibius* (*Diphascon*) *scoticus* [L: 17, p. 142; W: 56, p. 34, 100]; *Hypsibius* (*Diphascon*) *angustatus* [wahrscheinlich L: 91, p. 665; 99, p. 3; W: 85, p. 695; 58, p. 777], *Hypsibius* (*Diphascon*) *chilenensis* [L: 183, p. 40; W: 59, p. 722], *Milnesium tardigradum* [L: 56, p. 34; W: 56, p. 100; 58, p. 777]. Diese Species, die vom Wannsee aufgeführten und die oben aus den schottischen „Lochs" genannten Echiniscen (vgl. S. 228—229) sind als euryhygre Formen zu bezeichnen. Da die Feuchtigkeit ein sehr wichtiger Faktor für das aktive Leben der Tardigraden ist, kann man wohl Arten, die gegen erhebliche hygrometrische Unterschiede indifferent sind, nicht nur als euryhygre, sondern überhaupt als euryoeke Formen betrachten. Euryoek in dem Sinne einer weitgehenden Unabhängigkeit von einem Mehr oder Weniger an Feuchtigkeit und von der Moosspecies sind sehr viele, wahrscheinlich sogar die Mehrzahl der Tardigraden. Wie für die Meerestardigraden aus den Algen der Brandungszone mit ihrer zeitweisen Trockenheit und Aussüßung der Übergang in feuchtes Moos denkbar ist, so könnten einzelne Moostardigraden aus der Uferzone in das Süßwasser zu dauerndem Aufenthalt gelangt sein. Wie bereits beschrieben, haben diese Arten teilweise, sei es als physiologische Species, die morphologisch zu Moosformen gehören, sei es als Populationen unter dauernder Einwirkung nie versiegender Feuchtigkeit die Fähigkeit, bei Eintrocknung lebensfähig zu bleiben, verloren (vgl. S. 203—204). Diese ausgesprochen hygrophilen stenohygren Arten, von denen *Macrobiotus macronyx*, *M. dispar* und *Hypsibius dujardini* die häufigsten sind, leben zwischen Phanerogamen des Süßwassers wie *Myriophyllum* (96, p. 118), *Trapa natans* (24, p. 237) und anderen, ferner zwischen *Sphagnum*, *Fontinalis* und

sonstigen überfluteten Moosen, sowie besonders zwischen Algen, wie Oscillarien, Diatomeen, Desmidiaceen und *Vaucheria*. Mit den Vegetationsperioden dieser und anderer Algen ist der Lebenscyclus der stenohygren Tardigraden eng korreliert (vgl. S. 239), und vom Boden der Gewässer werden sie in den bei sonnigem Wetter infolge ihrer lebhaften O_2-Entwicklung sich loslösenden, braunen oder olivgrünen Algenfilzen an die Wasseroberfläche mitgeführt.

Daß intensiv besonnte Moose besonders tardigradenreich seien (163, p. 40), kann ebensowenig behauptet werden, wie das Gegenteil. Gerade weil Beziehungen zwischen Belichtung des Wohnraumes und Vorkommen der Tardigraden nicht erkennbar, und Reaktionen der Moostardigraden auf Lichtreize im Versuch nicht nachgewiesen sind (vgl. S. 152), erscheinen die zitierten Angaben Lance's über die Wirkungen des Sonnenlichtes, namentlich auf trockenstarre Tiere (vgl. S. 201), so sehr nachuntersuchungsbedürftig. Bei Beschreibung der Färbung der Tardigraden ist bereits über die pigmentfördernde Wirkung des Lichtes gesprochen worden (vgl. S. 22); diese Wirkung besteht aber nur in einer graduellen Verstärkung der Pigmentierung, denn man kann in Moosen mit minimaler Insolation, etwa an der Nordseite eines durch umgebende höhere Häuser dauernd beschatteten Hausdaches, alte, dunkel-stumpfbraun pigmentierte *Macrobiotus hufelandii* und erwachsene, typisch braun gebänderte *Hypsibius oberhaeuseri* finden. Ich stimme daher Rahm zu, wenn er angibt, daß die Regel von der pigmentfördernden Wirkung des Lichtes auch Ausnahmen aufweist (123, p. 3), aber sein Beispiel hierfür ist nicht richtig gewählt. Er gibt an, in Davos in den Wintermonaten, wo die Sonnenstrahlung am stärksten einwirken soll, fast glashelle, im Sommer am gleichen Biotop fast schwarz pigmentierte *H. oberhaeuseri* gefunden zu haben. Die farblosen *H. oberhaeuseri* dürften, sofern die Identifizierung der Species richtig ist, Jungtiere gewesen sein. Die am meisten pigmentfördernde, die ultraviolette Sonnenstrahlung ist in Davos nicht in den Wintermonaten am intensivsten, sondern im Hochsommer, die Wintermonate zeigen die geringste Intensität.[1])

Die rote, auf Carotinoide zurückgeführte Färbung der Echiniscen mit Licht- oder Temperatureinwirkung in causale Beziehung zu bringen, wie das versucht worden ist (56, p. 71; 185, p. 134; 62, p. 19), scheint nicht möglich zu sein, denn rote Echiniscen finden sich unter den verschiedenartigsten Bedingungen. Der Einfluß der Temperatur auf das Vorkommen der Tardigraden ist nur so weit bekannt, wie dieser Umweltsfaktor eine Grenze des aktiven Lebens der Tiere bildet. Im übrigen ist ein Temperaturoptimum weder für einzelne Arten, noch

[1]) Dorno, C., Tägliche, jährliche und säkulare Schwankungen der Sonnenstrahlung in Davos, in: Conf. internat. de la Lumière, Lausanne-Leysin 1928, Paris 1928, p. 15, 24, 25, 32.

für die Gesamtheit anzugeben. In dem Wohnraum der Tardigraden unserer Breiten ist Temperaturerhöhung (Mai bis September) oft mit Verminderung, Temperaturerniedrigung (Oktober bis April), oft mit Vermehrung der Feuchtigkeit verbunden, sodaß ein Optimum bei tieferen Temperaturen vorgetäuscht werden könnte. Dabei ist abzusehen von Temperaturen, die bei und unter dem Nullpunkt liegen, denn diese verhindern eine Fortführung des aktiven Lebens. Das Fehlen einer Periodizität im Leben der Moostardigraden, deren Lebenstätigkeit je nach Befeuchtung oder Austrocknung weiter geht oder stillsteht, sowie die Abhängigkeit mancher Algen fressender stenohygrer ausgesprochen hygrophiler Arten von der Vegetationsperiode ihrer Nahrungsalgen kommt in der Phänologie der Tardigraden (vgl. S. 239) zum Ausdruck; eine direkte Abhängigkeit von der Temperatur dagegen ist in unseren Breiten nicht zu erkennen. Auch die wiederholt behauptete Tardigradenarmut in den Tropen und -reichtum der Polarländer (152, p. 19—20; 159, p. 375; 112, p. 23; 163, p. 49) berechtigt nicht dazu, die Tardigraden als stenotherm kälteliebende Tiere zu bezeichnen. Aus den Tropen ist bisher im Vergleich zur Arktis und zu Europa wenig Moos untersucht worden; Proben aus mittleren Höhenlagen Sumatras und namentlich aus höheren von Lombok und Flores fand ich reichlich besetzt und zwar, um ein genaues Maß zu geben, ebenso reich, wie Moose aus Spitzbergen (140, p. 495) mit etwa 500 Individuen auf 1 g lufttrockner Pflanzenmasse, was bis vor kurzem (77, p. 336) als maximale Wohndichte der Tardigraden galt (163, p. 40). Von einer Tardigradenarmut der Tropen schlechthin kann demnach nicht gesprochen werden. Wenn tatsächlich der tropische Urwald sich als individuen- und artenarm an Tardigraden erweisen sollte, so wäre die Temperatur hierfür wohl nicht die Ursache. Eine etwa vorhandene Individuenarmut, die zu dem Gesamtbild der tropischen Urwaldfauna passen würde[1]), wäre erklärlich, wenn die Verringerung der Nachkommenzahl bei nicht austrocknenden Individuen erwiesen würde (vgl. S. 192). Eine etwaige Artenarmut im tropischen Urwald wäre verständlich, weil der Wind, das wichtigste Verbreitungsmittel der Tardigraden im Tönnchenstadium, dem Inneren der Tropenwälder fehlt.[2]) Vorläufig aber scheinen mir die Sammelresultate noch nicht zahlreich genug zu sein, um die tropischen Wälder als arm an Tardigradenspecies und Individuen erkennen zu lassen.

Bei + 14° C Wassertemperatur zeigten Eutardigraden im Untersuchungsgefäß nach vorheriger Eingewöhnung eine mittlere Bewegungsintensität (70, p. 159ff.), bei anschließender Erwärmung auf 20—28° eine lebhaftere Bewegung, die zum Teil auch als Widerstand gegen die

[1]) Hesse, R., Tiergeographie auf ökologischer Grundlage (1924), p. 413ff.
[2]) id. ibid., p. 443.

Wasserströmungen, also als positive Rheotaxis gedeutet werden kann. Bei 30° wurde beginnende, bei 35—40° deutliche Verlangsamung der Bewegungen festgestellt. Bei 43° trat fast vollständiger, bei 46° vollkommener Bewegungsstillstand ein. Bei 46° wurde die Heizung sistiert, das Wasser kühlte sich ab, und nach 3 Stunden bewegten sich alle Tiere wieder, freilich zu dieser Zeit und auch am nächsten Morgen noch langsamer als vor dem Versuch. Weitere Experimente erwiesen 49°, vielleicht auch 50° Wassertemperatur als obere Grenze für Moostardigraden, eine Zahl, die mit Doyère's Angabe (29, p. 29) übereinstimmt, und 47° für die sogenannten Wasserformen, deren Speciszugehörigkeit bei dem betreffenden Beobachter, Lance, nicht zu erkennen ist. Während die Eutardigraden aus Moos bei + 46° bewegungslos wurden, trat bei Formen aus Wasser dieser Zustand bei 40° ein, aber aus der Versuchsanordnung bei Lance ist zu vermuten, daß die Temperaturextreme nur für Sekunden auf das Material eingewirkt haben. Heinis fand bei zweistündiger Einwirkung von + 42° Wassertemperatur bereits einzelne Tiere, bei + 45° den größten Teil der eingesetzten Eutardigraden aus Moos geplatzt. Nach zweistündiger Einwirkung von + 47° lebten nur noch einige Individuen der besonders widerstandsfähigen Arten *Macrobiotus hufelandii* und *Hypsibius oberhaeuseri* (56, p. 62—63). Rahm's Versuche mit Moosformen ergaben als überlebte maximale Wassertemperatur sogar nur + 42° bei Einwirkung von 15 Minuten Dauer; bei 20 Minuten Dauer waren bereits alle Tiere tot (112, p. 23).

Über die Widerstandsfähigkeit der Tardigraden gegen Kälte liegen viele Beobachtungen vor, sie beziehen sich jedoch meist auf Trockenstadien, also anabiotische Tönnchen (vgl. S. 197). Für lebenstätige Tiere ist der Vorgang des Einfrierens bisher nicht beschrieben, und die Versuchsergebnisse sind nicht richtig gedeutet worden. Bei den Echiniscen und allen 3 Eutardigradengattungen hat das Einfrieren dieselbe Formveränderung zur Folge, wie sie bei Absperrung der im Wasser befindlichen Tiere vom Sauerstoff der umgebenden Luft (vgl. S. 205) und bei der jeder Austrocknung vorangehenden Sauerstoffverminderung (vgl. S. 181) eintritt. Das Tier gibt Wasser ab, kontrahiert sich, und es resultiert die Tönnchenform. Beim Auftauen wurden in den von mir beobachteten Fällen die Tiere je nach der Zeitdauer der Kälteeinwirkung verschieden schnell aktiv lebenstätig, ohne zunächst asphyktisch zu werden. Gleichwohl ist die Möglichkeit eines zwischen Tönnchenstadium und aktiver Lebenstätigkeit eingeschalteten asphyktischen Zwischenstadiums für eingefrorene und wieder auftauende Tiere keineswegs auszuschließen, namentlich wenn sie etwa durch schnell hintereinander wiederholtes Einfrieren und Auftauen geschädigt worden sind. Viermaliges Einfrieren bei durchschnittlich — 3° C und Wiederauftauen bei Zimmertemperatur innerhalb von

4 Tagen erwies sich in Versuchen schon für viele Tardigraden als letal (56, p. 61). Bis zur Höchstzahl des von Tardigraden ausgehaltenen Wechsels zwischen Einfrieren und Auftauen sind diese Experimente nicht fortgeführt worden, nach siebenmaligem Einfrieren und Auftauen innerhalb von 9 Tagen lebten noch einige *Hypsibius oberhaeuseri*, und zwar nur tief dunkel pigmentierte, adulte Stücke. Junge, fast hyaline Tiere waren abgestorben. In einer dünnen Pflanzendecke wurde am Boden eines Sees, der nicht in jedem Sommer und günstigsten Falles nur für 2 Monate auftaut, in der Gegend von Cap Royds (Victorialand) *Hypsibius arcticus* unter einer 5 m dicken Eisschicht aktiv lebenstätig gefunden und hielt Einfrieren bei größter antarktischer Kälte und Auftauen für je eine Woche abwechselnd, monatelang aus (96, p. 97). *Macrobiotus macronyx* (oder eine andere stenohygre hygrophile Eutardigradenart) ist in dem 2325 m hoch im Berner Oberland (Faulhornkette) gelegenen Hagelsee, der in manchen Jahren überhaupt nicht eisfrei wird, gefunden worden[1]); ein anderer Beobachter[2]) fand bei 0^0 lebenstätige Tardigraden im Wasser. Während bei langsamer Abkühlung lebenstätige Tiere Temperaturen wie die des flüssigen Wasserstoffs (-253^0 C) aushalten (112, p. 30; 112a, p. 510), gehen bei plötzlicher Abkühlung auf -190^0 die meisten Tiere zugrunde (112, p. 30). Von den Echiniscen scheinen auch bei langsamer Abkühlung nur die Eier zu überleben (112a, p. 510). Vielleicht sind die Echiniscen tatsächlich weniger widerstandsfähig gegen Kälte als Eutardigraden (96, p. 104). So könnte es sich vielleicht erklären, daß bisher noch keine Art der Echiniscen auf dem antarktischen Kontinent gefunden worden ist, trotzdem die Formen auf den antarktischen Inseln, den Südorkney- und Südshetlandinseln, vorkommen. Freilich leben Echiniscen auf Spitzbergen und Franz-Josephsland unter 80^0 nördl. Breite und höher, sodaß eine etwaige Kälteempfindlichkeit der Echiniscen nur bei den kontinental-antarktischen Extremen eine Verbreitungsgrenze für diese Gruppe darstellen würde. In kurzen Zeitabständen wiederholte, auch langsame Abkühlung auf tiefe Temperaturen (-81^0) halten die meisten Tiere nicht aus (112a, p. 507). Diese Schädigung, wie auch die aus den oben zitierten wiederholten Einfrierversuchen erkennbare, dürfte dadurch verursacht sein, daß die Wasserabgabe der beim Einfrieren in das Tönnchenstadium übergehenden Tardigraden nicht so weit geht, wie bei den austrocknenden Tieren. Hier könnten noch Versuche angeschlossen werden, in denen der Übergang etwa von $+4^0$ C bis zum Nullpunkt ganz allmählich erfolgt, wenngleich auch dann noch kaum zu erwarten ist, daß die Tiere imstande

[1]) Steiner, G., Biologische Studien an Seen der Faulhornkette im Berner Oberland, in: Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr., Biol. Suppl., 2. ser. (zu vol. 4) (1911), p. 1—72 [Hagelsee, p. 39—40]. Die Speciesdetermination erscheint unsicher.

[2]) Baumann, F., Rev. Suisse Zool., vol. 18 (1910), p. 702.

sein werden, im Wasser zwei Drittel ihres Körpervolumens durch Auspressen von Wasser abzugeben, wie sie es bei der Eintrocknung tun. Bei plötzlicher Abkühlung sind die Tiere offenbar bei weitem nicht zu einer so erheblichen Wasserabgabe imstande, und daher „erfrieren" so viele Stücke bei derartigen Versuchsanordnungen. Eutardigradeneier scheinen wohl ihres geringeren Wassergehaltes wegen auch plötzliche extreme Temperaturerniedrigung ertragen zu können (112a, p. 511).

Rahm hält es für möglich, daß die Kälte einen Reiz darstellen könnte, der wie die beginnende Austrocknung mit Asphyxie beantwortet würde (112a, p. 512). Hier kann es sich nur um einen Schreibfehler handeln, denn es ist bekannt, daß niemals Asphyxie der Austrocknung, dem anabiotischen Tönnchenstadium, vorangeht. Das erhellt auch aus der vorstehenden Schilderung der Asphyxie als einer Störung des Wasserregulationsvermögens der Zellen, die in einer zu reichlichen Wasseraufnahme seitens dieser Zellen zum Ausdruck kommt. Daß ebenso wie beim Austrocknen auch beim Einfrieren die Tönnchenform, also die Trockenform, angenommen wird, ist oben gesagt worden. Nicht richtig ist auch Rahm's Erklärungsversuch für die von ihm beobachtete Tatsache, daß zwar die meisten, aber nicht alle plötzlich abgekühlten Tiere zugrunde gehen. Er ist bei diesen Versuchen mit plötzlicher Abkühlung lebenstätiger Tiere von lufttrockenen Moosen mit anabiotischen Tönnchen ausgegangen, hat das Moos 1—$1^1/_2$ Stunden vor der Kälteeinwirkung angefeuchtet, also die Tiere wiederbelebt und dann diese Tiere plötzlich auf — 253^0 abgekühlt (112a, p. 510—511). Er meint nun (112d, p. 110; 116, p. 207), es mögen bei Beginn der Kälteeinwirkung sich einige Tiere noch im asphyktischen Zustand befunden haben, der nicht selten nach Anfeuchtung trockenstarrer Tönnchen eintritt (vgl. S. 206). Das halte ich auch für sehr wahrscheinlich. „Einige Versuchstiere verharren verhältnismäßig lange im sogenannten asphyktischen Zustand, während andere ziemlich rasch ihre Lebenstätigkeit wieder aufnehmen. Diese befinden sich ihren Genossen gegenüber in unleugbarem Nachteil. Jene, welche noch nicht aus dem Schutzzustand der Asphyxie erwacht sind, brauchen die Einwirkung der Kälte nicht zu fürchten, solange sie sich in diesem schützenden Zustand befinden. Sie werden aber durch das Gefrieren des sie umgebenden Wassers veranlaßt, die Asphyxie zu verlängern, ja, wenn dies möglich ist, zu verstärken, vielleicht durch Cystenbildung" (112d, p. 110; 116, p. 207). Daß Tardigraden beim plötzlichen Einfrieren noch eine Cyste bilden können, ist sehr unwahrscheinlich. Da die Cyste tropfbares Wasser enthält, wäre das encystierte Tier während der Frostperiode gefährdet. Die Auffassung der Asphyxie als eines Schutzzustandes ist keineswegs zutreffend; der Energieverbrauch ist während der Dauer der Asphyxie herabgesetzt, etwa wie bei einer

Lähmung oder Ohnmacht. Ein Zustand maximaler Füllung aller Gewebe mit Wasser, wie die Asphyxie, ist beim Einfrieren sicher der gefährlichste, in dem ein Tardigrade sich überhaupt befinden kann. In dem Maße, wie die Tiere imstande sind, bei beginnendem Einfrieren noch Wasser abzugeben, Tönnchen zu bilden, erhöhen sich ihre Chancen, der Zertrümmerung ihrer Organe durch Eisbildung zu entgehen. Rahm berichtet, daß in Versuchen, in denen alle Tiere bei Anfeuchtung vor dem Kältebad vollständig erwacht waren, bei plötzlicher Abkühlung auch alle starben (112d, p. 110). Das ist aber kein Beweis dafür, daß diesen Tieren der „Schutzzustand der Asphyxie" gefehlt hat, sondern zeigt nur, daß die betreffenden Tiere keine Zeit mehr hatten, beim Einfrieren genug Wasser abzugeben. Die Tatsache der maximalen Füllung asphyktischer Tardigraden mit Wasser macht es unmöglich, nach einem Beweis dafür zu suchen, daß asphyktische Tiere bei plötzlicher Abkühlung eher überleben, als aktiv lebenstätige. In einer späteren Zusammenfassung findet sich erstaunlicherweise eine Bemerkung Rahm's, die sich offenbar mit der hier vertretenen und nicht mit Rahm's früherer Ansicht deckt: „Vielleicht gelingt es einigen Tierchen noch rechtzeitig, ehe die Eisbildung beginnt, in den Zustand der Starre überzugehen. So könnte man allenfalls das Überleben einiger Versuchstiere auch bei diesem Experiment erklären" (123, p. 48). Da Rahm aber in derselben Arbeit „Starrezustand" (also Tönnchenstadium, Anabiose, Trockenstarre) und „asphyktischen Zustand" als dasselbe bezeichnet (123, p. 17) — ein Irrtum, der bei einem Untersucher, der seit 10 Jahren über die Physiologie des inaktiven Lebenszustandes der Moosfauna arbeitet, wohl nur als Schreibfehler anzusehen ist —, so mußte die vorstehende kritische Erörterung angestellt werden. Aus ihr ergibt sich, daß die normalerweise, das heißt, wenn genügend Zeit vorhanden ist, beim Einfrieren angenommene Tönnchenform als das mit möglichst geringem Wassergehalt des Körpers verbundene Stadium, das günstigste für einfrierende Tardigraden ist. Wenn Tardigraden im asphyktischen Zustand einfrieren, was nicht nur im Experiment denkbar ist, so ist dieses mit maximalem Wassergehalt verbundene Stadium für sie das ungünstigste. Schließlich sagt Rahm im Gegensatz zu seinen eigenen Versuchen mit langsamer Abkühlung, in denen „fast alle Tardigraden" (112, p. 30) die Einwirkung von — 253° überstanden, in der genannten zusammenfassenden Arbeit, daß „die meisten Versuchstiere sterben" (123, p. 48), was ich für eine Verwechselung mit seinen bei plötzlicher Abkühlung erzielten Resultaten halten möchte.

Während die chemische Beschaffenheit des Bodens und Gesteins für die Verbreitung der Moosarten von großer Bedeutung ist, und sich das bryofloristische Bild erheblich ändert, wenn man etwa von kalkarmen oder kalkfreien Schiefern des Devons auf den Massenkalk des-

selben Systems gelangt[1]), sind derartige Umweltsbeziehungen für die Tardigraden bisher nicht nachgewiesen worden (62, p. 20). Mit der Dichtigkeit des Bodens wachsen die Schwankungen der Bodenfeuchtigkeit. Die hierdurch bedingten Feuchtigkeitsunterschiede zwischen Moos, das auf Humus-, Ton- oder Kalkboden und solchem, das auf Quarzboden gewachsen ist, beeinflussen den Wechsel zwischen aktivem Leben und Trockenruhe bei den in den betreffenden Moosen lebenden Tardigraden. Unterschiede in der faunistischen Zusammensetzung dieser Moose konnten aber ebensowenig festgestellt werden, wie beim Vergleich typischer Moose der Buntsandsteinfelsen mit spezifischen Kalkmoosen oder solcher aus dem Silicatwalde mit Moosen aus dem Kalkwalde (56, p. 67). Über die Bedeutung der Humussäuren, deren Anwesenheit im Wasser die Löslichkeit von O_2 vermindert[2]), ist einiges schon erwähnt worden (vgl. S. 226); im allgemeinen sind Humusgewässer und die an ihrem Rande wachsenden, zeitweise überfluteten Moose nicht gerade tardigradenreich (86, p. 25; 77, p. 333). Freilich nennt J. Murray an der eben zitierten Stelle (86, p. 25) eine Ausnahme, und auch seine Sammelresultate (85, p. 677) an den Ufern der Schottischen Lochs, die von Humusstoffe führenden Gewässern gespeist werden[3]), zeigen, daß eine definitive Entscheidung über die Bedeutung der Humusstoffe für das Vorkommen der Tardigraden noch nicht gefällt werden kann. Hierzu müßten noch Untersuchungen über die $CaCO_3$-Menge in den von Humusgewässern befeuchteten tardigradenreichen und -armen Moosen und Bestimmungen ihrer Wasserstoffionenkonzentration vorgenommen werden. Die im Süßwasser lebenden Tardigraden rechnen Kolkwitz und Marsson[4]) zu den β-Mesosaprobien, also Formen, die denen des reinen Wassers nahekommen, aber die schon kurz vor der Mineralisation stehenden Abbauprodukte der Abwässer ertragen. In derartigem Wasser sind viele Diatomeen, Schizophyceen und Chlorophyceen, also Nahrungspflanzen für hygrophile stenohygre Tardigradenspecies enthalten. Auch Steiner[5]) fand in dem 2476 m hoch gelegenen Hexensee in der Faulhornkette (Berner Oberland), einem See mit vielem mineralischem Schlamm und feinem, weichem Schlammgrund neben Cyanophyceen, Diatomeen und Desmidiaceen eine außerordentlich individuenreiche Population von *Macrobiotus macronyx* in den Uferpartien.

[1]) Lorch, W., Die Laubmoose, in Lindau's Kryptogamenflora, vol. V (1913), p. 22.

[2]) Harnisch, O., Zool. Jahrb. (Syst.), vol. 51 (1925), p. 139.

[3]) Hesse, R., Tiergeographie auf ökologischer Grundlage (1924), p. 306.

[4]) Ökologie der Saprobien, in: Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr., vol. 2 (1909), p. 126—152 [*Macrobiotus macronyx*, p. 144]. Die Speciesdetermination erscheint unsicher.

[5]) Steiner, G., Biologische Studien an Seen der Faulhornkette im Berner Oberland, in: Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr., Biol. Suppl., 2. ser. (zu vol. 4) (1911), p. 1 bis 72 [Hexensee als „Eldorado" für *Macrobiotus macronyx*, p. 43]. Die Speciesdetermination erscheint unsicher.

Dem Moos reichlich beigemengte Staub- und Rußteile schließen meist eine erhebliche Entfaltung des Tardigradenlebens aus (56, p. 68; 163, p. 40; 77, p. 334), vielleicht wegen ihrer austrocknenden Wirkung, vielleicht auch wegen der im Ruß großer Städte enthaltenen Schwefelsäure. Ausnahmen von dieser Regel der Verarmung der staub- und rußdurchsetzten Moose sind mehrfach beobachtet worden, so erwähnt Richters kalkstauberfüllte Moosrasen von Visby (Gotland) mit 5 Tardigradenarten (2 Echiniscen, 3 Eutardigraden) in bemerkenswerter Individuenmenge (141, p. 348), dem sich ein von mir untersuchtes dicht verstaubtes Moos (Dorfstraße im Diluvium, Granitpflaster, Carwitz bei Feldberg, Mecklenburg-Strelitz) mit zahlreichen Echiniscen (2 Species) und Eutardigraden in mittlerer Menge zur Seite stellt. Auch J. Murray fand 3 Eutardigradenarten in einem vollständig von trockenem Schlamm inkrustierten Moos von Viti Levu (96, p. 147). Ziemlich stark verrußtes Moos von der Mauer der Gasanstalt in Werder a. d. Havel (Mark Brandenburg), fand meine Frau Eveline reichlich besetzt. In einem total verrußten, allerdings sehr feuchten Moos unter einer Eisenbahnüberführung (Nicolassee bei Berlin) trafen wir das besonders euryoeke *Milnesium tardigradum* mit der für ein Pejusgebiet charakteristischen, sehr großen Individuenzahl.

Spuren von NaCl-Beimengung, wie wir sie in einem Dachmoos von Helgoland (Unterland) mit der $AgNO_3$-Probe nachgewiesen haben, beeinträchtigen die Hetero- wie Eutardigraden nicht, vielmehr lieferte dieses Polster, wie andere später erwähnte Moose (vgl. S. 241—242), die bisher als Maximalzahlen der Wohndichte gefundenen Individuenmengen. Hetero- wie Eutardigraden halten NaCl auch in stärkerer Konzentration aus. *Echiniscus canadensis*, *Macrobiotus coronifer* und *M. intermedius*, *Hypsibius convergens* und *H. oberhaeuseri*, die wir zwecks Nachuntersuchung ungenauer älterer Angaben (70, p. 182) auf eine halbe Stunde in Nordseewasser (etwa 36‰ Salzgehalt) brachten, nehmen Tönnchenform an, aber diese Wasserentziehung ist beim Zurückführen der Tiere in Süßwasser sofort reversibel, sie wurden dort sämtlich alsbald wieder aktiv lebenstätig. Eine 24stündige Einwirkung einer 0,9%igen NaCl-Lösung soll auf *Hypsibius dujardini* letal wirken (164, p. 92). In Moos von der pazifischen Küste Canadas dicht über der Flutgrenze hat Murray Echiniscen (96, p. 162—166) wie Eutardigraden (96, p. 170, 176) gesammelt; diese Moose enthielten die reichlichste Ausbeute seiner canadischen Sammlung (96, p. 159). Das Vorkommen des *Macrobiotus macronyx* im Brackwasser ist bereits erwähnt worden. In salzigen Sümpfen und in Moos von der irischen Küste sind *Macrobiotus richtersii*, *Hypsibius verrucosus* (*scabrosus*) und *H. papillifer* gefunden worden.

Einige Bemerkungen über die Resistenz aktiv lebenstätiger Tardigraden gegen Gifte sind bereits erwähnt worden (vgl. S. 200). Sie

sind, wie andere an gleicher Stelle publizierte (70, p. 182) unverwertbar, da weder die Konzentration der Gifte genannt wird, noch mit wieviel Wasser und auf wie lange Zeit die Tardigraden in die Giftlösung gebracht wurden. Die Giftwirkung von Methylenblau zeigt sich bei lebenstätigen Tardigraden darin, daß sie zunächst tönnchenförmig, dann gestreckt asphyktisch werden und schließlich, je nach der Konzentration der Lösung, früher oder später sterben. 5—6 Tage sind bei Verwendung einer außerordentlich schwachen Lösung als letal angegeben worden (70, p. 27).

3. Phänologie und Wohndichte

Von *Batillipes* sind ♂♂, ♀♀ und Jungtiere im Juni und Juli in der Kieler Föhrde gefunden worden. Von *Tetrakentron* erhielt ich im Juli reife ♂♂ und ♀♀ von Roscoff. Für *Echiniscoides* liegen folgende Feststellungen vor: Im April ♂♂, ♀♀, Jungtiere und Eier in Menge, weniger zahlreiche Eier im August (eigene Beobachtungen), im November und Dezember keine Eier (151, p. 80); alle diese Angaben gelten für Helgoland; an der schwedischen Skagerrakküste sind im August keine Eier gefunden worden (17, p. 139). Aus den übrigen Monaten fehlen für alle drei Arten die Beobachtungen. Bei den im Süßwasser lebenden stenohygren Eutardigraden ist eine maximale Periode des Auftretens im Vorfrühjahr und Frühjahr, etwa in der Zeit von Januar bis Mai und ein zweites, nicht so hohes Ansteigen der Jahreskurve im Herbst zu erkennen. Diese Maxima der Entwicklung stehen mit dem Massenauftreten der bereits genannten Nahrungsalgen (vgl. S. 231) in Zusammenhang (186, p. 469—470). Bei Moosformen gibt es keinen so ausgesprochenen Jahrescyclus, was Hesse für die Fauna der Moosrasen allgemein bereits angegeben hat.[1]) Die Tiere sind, solange das Moos feucht ist, lebenstätig (77, p. 336); vielleicht legen sie ihre Eier besonders dann ab, wenn sie nach vorausgegangener Trockenperiode wieder feucht werden (vgl. S. 192), doch bedarf diese Vermutung noch der experimentellen Bestätigung. Da in Norddeutschland die meisten kontinuierlichen Feuchtigkeitsperioden im Herbst, Winter und Frühjahr, etwa von Oktober bis April liegen, wird die Entwicklung der Eier und die sonstige Lebenstätigkeit der Tiere in diesen Monaten weniger als in der Zeit von Mai bis September von Trockenperioden unterbrochen. Freilich wirken im Winter Frostperioden ebenso wie die sommerlichen Trockenperioden. In warmen Wintern oder in niederschlagreichen Sommern sind ♂♂, ♀♀, Eier und Jungtiere der Moostardigraden zu allen Jahreszeiten in feuchten Moosen anzutreffen. Die über die Periodizität im Auftreten der ♂♂ veröffentlichten Angaben sind bei der Physiologie der Fortpflanzung (vgl. S. 163) besprochen

[1]) Hesse, R., Tiergeographie auf ökologischer Grundlage (1924), p. 362.

worden; das Auftreten von Cysten bei bestimmten Arten (*Macrobiotus dispar*, *Hypsibius megalonyx* und *Hypsibius convergens* zu bestimmten Jahreszeiten bei der Cystenbildung (vgl. S. 216).

Wie der Jahrescyclus der Tardigraden von der Feuchtigkeit des bewohnten Mooses abhängt, wurde an der regelmäßig im Laufe eines Jahres wiederholten Bestandsaufnahme der Tardigradenfauna eines Fundortes gezeigt (77, p. 337). Die untersuchte, am Wannsee bei

	Tümpelrandmoos				Wiesenmoos			
	Erwachsene Tiere	Jungtiere	Gelege	Beschaffenheit des Mooses	Erwachsene Tiere	Jungtiere	Gelege	Beschaffenheit des Mooses
1926: März	3	2	2	naß	3	3	3	naß
April	3	3	1	feucht	3	2	3	feucht
Mai	2	1	0	trocken	2	2	2	feucht
Juni	1	1	0	feucht	2	2	1	feucht
Juli	1	0	0	trocken	2	2	1	feucht
August	0	0	0	trocken	3	3	0	feucht
September	0	0	0	trocken	3	2	0	feucht
Oktober	1	0	1	naß	2	2	1	feucht
November	2	1	0	naß	3	3	2	feucht
Dezember	2	2	2	naß	3	3	2	feucht
1927: Januar	so tief unter Wasser, daß die Fundstelle nicht erreichbar war			naß	so tief unter Wasser, daß die Fundstelle nicht erreichbar war			naß
Februar	„	„	„	naß	3	3	3	naß
März	3	2	2	naß	3	3	3	feucht

Berlin gelegene Stelle enthält Wiesenmoos, das im Winter und Frühjahr überflutet ist und im Sommer und Herbst, von Gras überwachsen, dauernd feucht bleibt. Außerdem wächst dort Moos am Rand eines Tümpels, der im Winter und Frühjahr sehr viel mehr Wasser führt, als im Hoch- und Spätsommer. Dieses Moos liegt im Sommer frei, ohne schützenden Grasschatten, und trocknet völlig aus. Die beiden verschiedenen Bedingungen kommen in dem nachstehenden Auszug aus den Protokollen klar zum Ausdruck und lassen sich auch kurvenmäßig darstellen (Fig. 129). Die in der Tabelle angeführten Zahlen 3, 2, 1 bedeuten zahlreiche, mittelviele und wenige erwachsene Tiere, Jungtiere oder Gelege. Da stets in Uhrschalen gleicher Größe und mit gleicher Wassermenge etwa 4 *Hypnum*-Stämmchen ausgewaschen wurden, sind die Ergebnisse annähernd miteinander vergleichbar. Als zahlreich galten bei der Untersuchung mehr als 6 Tiere oder Gelege

in einer Probe, als mittelviele 2—6 in einer Probe, als wenige nur in einigen Proben vereinzelte, in anderen gar keine. Wenn sich in 12 bis 15 Proben keine Tiere oder Gelege fanden, wurde das Ergebnis als negativ (0) bezeichnet. Zum Vergleich sei bemerkt, daß aus wirklich tardigradenreichen Moosen, zu denen das Wannsee-Moos in der Untersuchungszeit nicht gehörte, eine Probe über 15 Individuen enthält. Tabelle und Kurven können nicht mehr geben, als den Durchschnitt des Jahrescyclus einer moosbewohnenden Tardigradenart (*Hypsibius convergens*) an einer zweierlei Bedingungen ausgesetzten Fundstelle während eines, noch dazu durch extrem milden und nassen Winter nicht gerade typischen Jahres. Cysten wurden nur so vereinzelt getroffen, daß ihre Aufnahme in die Tabelle unterbleiben mußte; im Oktober waren sie etwas zahlreicher, vielleicht durch eine plötzlich einsetzende, vorübergehende Trockenperiode bedingt.

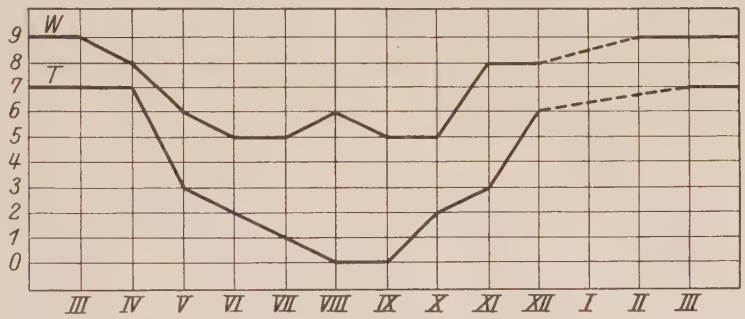


Fig. 129. Darstellung der Häufigkeit von *Hypsibius convergens* in zwei, verschiedenen Bedingungen ausgesetzten Moosen einer Fundstelle während der Dauer eines Jahres. Auf der Abszisse sind die Monate, auf der Ordinate die durch Addition gewonnenen Häufigkeitszahlen alter und junger Tiere und Gelege abgetragen (vgl. Text und Tabelle). *T* Moos vom Tümpelrand; *W* Wiesenmoos. (Nach 77.)

Die maximale von mir für *Echiniscoides sigismundi* gefundene Wohndichte betrug im Hochsommer auf Helgoland etwa 60 Individuen in 1 ccm Wasser mit *Enteromorpha*. Die stenohygren Eutardigraden des Süßwassers zeigen auf der Höhe ihrer Entwicklung eine enorme Volksdichte, wie das aus den Angaben der verschiedenen Untersucher (68, p. 221; 42, p. 492—493; 65, p. 722; 186, p. 470; 130, p. 269) hervorgeht. Als annäherndes Maß dieser Dichte möchte ich nach Befunden vom Wannsee bei Berlin (Frühjahr 1928) 100—150 Individuen auf 1 ccm Wasser mit Algen angeben. Als maximale Wohndichte der Moostardigraden galten früher 121 Individuen von vier verschiedenen Species aus 0,26 g lufttrockener *Grimmia* von Spitzbergen (140, p. 495), das sind etwa 500 Tiere in 1 g. Neuerdings ergaben drei staubfreie Moose, ein 3 cm dickes, im Schatten wachsendes Polster (Hausdach Helgoland, Unterland), ein dünner Überzug von einem intensiv besonnten Stein (Lenggries, Oberbayern, 950 m) und eine *Grimmia* aus den Nordtiroler

Kalkalpen (2500—3000 m) wesentlich höhere Zahlen. In dem gleichmäßig besiedelten Helgoländer Moos fanden sich in einer beliebig gewählten Probe von 0,03 g lufttrockener Pflanzenmasse 115 Tiere, das bedeutet auf 1 g 3800 Individuen der etwa 400 μ großen Tiere. Das oberbayerische Moos enthielt in 0,01 g lufttrockener Pflanzenmasse 32 Stück *Echiniscus intermedius* (*Bryodelphax parvulus* 184, p. 220) und andere Arten; das sind auf 1 g 3200 Tiere, jedes von etwa 100 μ Länge. In dem Nordtiroler Moos kamen auf 0,0286 g trockener Pflanzen (gewogen nach Auswaschen der Tiere) 660 Stück der 300 μ großen *Echiniscus blumi*, gemischt mit einigen etwa 150 μ großen *Pseudechiniscus suillus* und einzelnen Hypsibien (etwa 350 μ) und Milnesien (etwa 600 μ); das sind auf 1 g etwa 22000 Individuen. Diese letzte Zahl gibt die maximale bisher festgestellte Wohndichte der Moostardigraden. Da alle drei Moose mehrere Arten von Echiniscen und Eutardigraden, das Helgoländer vier, das bayerische mindestens vier und das Tiroler vier enthielten, kann die genannte Individuenfülle diese Moose nicht als Pejus-Gebiete charakterisieren; außerdem fanden sich in ihnen auch Moosbewohner aus anderen Tierklassen. Wie wenig noch die Lebensbedingungen und damit die Ursachen des Vorkommens der Tardigraden bekannt sind, ist daraus zu erkennen, daß die in dem einen Fall so tardigradenreiche Moosart von Helgoland in einem ebenso dicken Polster auf dem gleichfalls beschatteten Dach des Nachbarhauses vollständig frei von Tardigraden war. Wenn festzustellen wäre, wie der Wind das eine und das andere Dach trifft, wobei der Verlauf einer Straße, die Lage eines Mauervorsprungs oder andere schwer erfaßbare Einzelheiten die Richtung des Luftstromes beeinflussen können, wäre erst zu erkennen, wie die Tardigraden in das eine Moos gelangt sind. Welche optimalen Bedingungen sie hier fanden, könnte nur durch Vergleich mit anderen Moosen, in die man Tardigraden einsetzen müßte, unter Beachtung aller Einzelfaktoren, erschlossen werden. Dabei wären die auszusetzenden Tiere mit Neutralrot zu färben, mit dessen Hilfe meine in Moospolstern über ein Jahr lebenstätig gehaltenen Exemplare für 6 Monate individuell markiert werden konnten. Die Forderung, „dem Leben und Treiben der Landtardigraden in ihrer unmittelbaren Umgebung, den Moosen und Flechten, nachzugehen“ (163, p. 61), ist unerfüllbar, da bei natürlicher Dichtigkeit der Pflanzen die Tiere optisch unerreichbar sind. Jedoch könnten durch wiederholte Untersuchung kleiner Proben besonnter und beschatteter, an feuchten und an trockenen Stellen wachsender Freilandmoose, in die markierte Tiere eingesetzt worden sind, die Bedingungen des Lebens der Tardigraden genauer als bisher erkannt werden.

4. Beziehungen der Tardigraden zu anderen Lebewesen

Bei den im vorigen Absatz angeregten Versuchen mit Aussetzung markierter Tardigraden in Freilandmoose mit bekannten Bedingungen ließe sich auch durch Ausschalten oder Zusetzen von Moosbewohnern aus anderen Tierklassen das Verhältnis der Tardigraden zu ihrer belebten Umwelt weiter erforschen. Vorläufig ist für Meeres- wie Moostardigraden kaum mehr als die Zusammensetzung ihrer Biocönosen bekannt. Der Mikrofauna des Meeressandes gehören außer *Batillipes* an: Rhizopoden, Ciliaten und andere Protozoen, Turbellarien, Nematoden, Gastrotrichen, Rotatorien, Archianneliden, Polychaeten, Ostracoden, Copepoden u. a. In der Kieler Bucht wie bei Helgoland kommt *Batillipes* vereinzelt auch an den Fundstellen der Narkomeduse *Halammohydra octopodides* vor. Als Charaktertier des feinkörnigen Sandes in der ganz flachen Strandzone der Kieler Bucht (vgl. S. 220) nennt Remane neben *Batillipes* noch *Turbanella hyalina* (Gastrotricha Macrodasyoidea). Mit *Tetrakentron synaptae* gemeinsam lebt auf den Mundtentakeln der *Synapta inhaerens* von Roscoff *Zelinkiella* (*Discopus*) *synaptae* (Rotatoria Philodinidae) (20, p. 17). In dem antarktischen Grundschlamm, in den *Bathyechiniscus tetronyx* wohl nur zufällig hineingeraten ist, fanden sich besonders reichlich Foraminiferen, Nematoden (Desmoscoleciden und andere eigenartige Formen wie *Epsilonema* und *Draconema*), Polychaeten und Crustaceen (181, p. 479). Falls für *Halechiniscus* der Bodenschlamm des marinen Litorals das eigentliche Lebensmilieu darstellt, wie es nach den bisherigen Funden zu vermuten ist, müßten neben Nematoden und anderen Schlammformen auch Kinorhynchen zur Begleitfauna des *Halechiniscus* gehören. In dem auf Austernschalen abgelagerten Schlamm von St. Malo, der die ersten bekannt gewordenen Stücke von *Halechiniscus* enthielt (151, p. 80), sind fast 60 Jahre vorher die ersten Echinoderen entdeckt worden (31, p. 161f.). Zu der *Echiniscoides sigismundi* enthaltenden Biocönose gehören sehr zahlreiche Milben der Species *Hyadesia fusca*, ferner viele Nauplien, Harpacticiden und Rotatorien, etwas weniger Nematoden, in geringer Anzahl Ciliaten sowie vereinzelt Foraminiferen und Diatomeen (76, p. 492—493).

Die mehr hygrophilen Moostardigraden und die euryhygren Formen gehören in dem Maße, wie die Biotope ineinander übergehen, der gleichen Biocönose an. Freilich sind *Nebela*, *Euglypha*, Heliozoen und Chironomidenlarven auf die nassen Moose beschränkt. In diesen Moosen, wie zwischen den Algen, die als Biotop der hygrophilen stenohygren Eutardigraden genannt worden waren (vgl. S. 231), leben auch Flagellaten, Turbellarien, Gastrotrichen, Oligochaeten und andere Süßwassertiere. Im übrigen bilden Amoeben, Difflugien, Arcellen-ähnliche Rhizopoden aus der Ordnung Amoebozoa, Ciliaten, Nematoden, Rotatorien,

Harpacticiden und Milben die gewöhnliche Begleitfauna der Tardigraden im Moos.[1])

Soweit einzelne dieser Formen (Nematoden, Rotatorien) gelegentlich von den Tardigraden ausgefressen werden, sind sie bereits erwähnt worden (vgl. S. 144). Als Tardigradenfeinde sind in erster Linie Amoeben (132, p. 40; 60, p. 88), namentlich Difflugien (162, p. 1018; 163, p. 43, Fig. 62), die Ruhezustände und Eier von Tardigraden fressen, zu nennen. In dem in Fig. 131 abgebildeten Fall hatte eine *Difflugia* versucht, einen Macrobioten während der Häutung zu überfallen (Fig. 131 A), aber der Tardigrade entkam durch Auskriechen aus der alten Cuticula. Gelegentlich fressen auch Nematoden, von denen die Gattung *Mononchus* genannt wird (112, p. 6) Eutardigraden, während Echiniscen bisher nicht im Darm der Nematoden gefunden worden sind. Im Hinblick auf die Seltenheit derartiger Beobachtungen kann danach wohl noch nicht eine durch die dorsale und laterale Panzerung bedingte Unangreifbarkeit der Echiniscen für Nematoden mit Sicherheit erschlossen werden. Über räuberisch lebende Milben[2]),

Fig. 130. *Difflugia*-spec. einem Ei von *Macrobiotus furciger* aufsitzend. Etwa 300 : 1. (Nach 77).

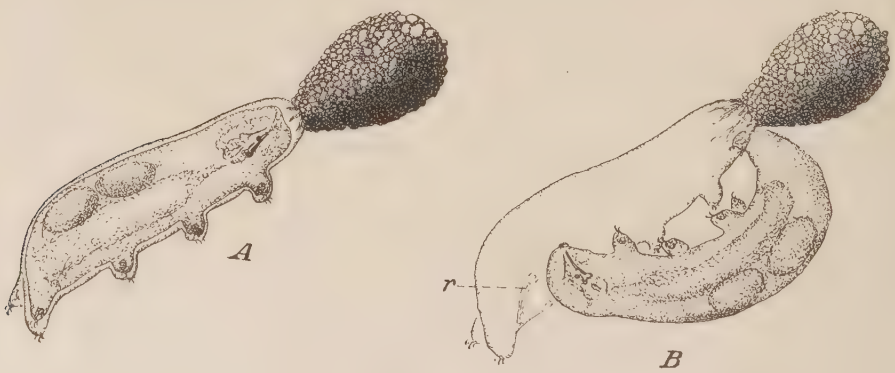


Fig. 131. A *Macrobiotus*-spec. im Beginn der Häutung von einer *Difflugia*-spec. befallen; B derselbe mit fortschreitender Häutung sich befreiend. Etwa 100 : 1. (Nach 77).

[1]) Gute Bilder der Tardigradenbiocönosen geben Ehrenberg in der „Mikrogeologie" (37) und J. Murray (96, vol. 1, pt. 2, tab. 4, fig. 13), während Darstellungen, wie etwa die von Frič und Vavra (Arch. naturw. Landesdurchforschg. Böhm. XI, nr. 3 (1901), p. 74, fig. 26, *23*), der unrichtigen Größenverhältnisse wegen nicht in die populäre Literatur übernommen werden dürfen.

[2]) Ursprünglich wurden Staubläuse (also Psocidae) und Milben genannt (140, p. 508), später spricht Richters nur noch von Raubmilben (163, p. 43). Bei Rahm dagegen sind aus Staubläusen und Milben „Staubmilben" (112d, p. 109; 116, p. 205) geworden,

Spinnen, Myriapoden, Insekten und deren Larven, die als Feinde der Tardigraden genannt worden sind (163, p. 43), liegen keine entsprechenden Beobachtungen vor.

In moribunden und toten Tieren sind oft zahlreiche Ciliaten, bis zu 50 in einem Tier, aus der Verwandtschaft von *Amphileptus* und *Enchelys* gefunden worden; zu lebenskräftigen Tardigraden in die Kultur gebracht, befielen die Ciliaten die Tardigraden nicht (77, p. 331). Dagegen sind Sporozoen als pathogene Parasiten der Tardigraden zu bezeichnen; ihre Vermehrung im Tardigradenkörper wird auch für lebenskräftige Tiere letal. Richters hatte diese Krankheitserreger zunächst mit *Nosema bombycis*, also einem Microsporidium, identifiziert (134, p. 13). Später meinte er (148, p. 56) bei verschiedenen Tardigradengattungen, auch bei Echiniscen (153, p. 3), verschiedene Parasiten konstatiert zu haben, spricht aber schließlich nur von Haplosporidien (163, p. 43). Die einzige maßgebende Bemerkung über diese Parasiten stammt von Prowazek, der die in Fig. 132 abgebildeten Sporozoen als zur Gattung *Pleistophora* gehörig bezeichnet hat (148, p. 56, Anm.). Nach neueren Untersuchungen scheint *Pleistophora* zu den Microsporidien zu gehören.[1]) Offenbar befallen die Sporozoen nicht alle Species der Population eines Mooses unterschiedslos, sondern nur die zu einer bestimmten Art gehörigen Individuen (140, p. 506; 15, p. 280). In den beobachteten Fällen wurden je einmal *Macrobiotus intermedius*, *M. echinogenitus* und *Hypsibius* (*Diphascon*) *spitzbergensis* befallen, während die im gleichen Moos lebenden übrigen Eutardigradenarten von dem Parasiten frei waren. Diese Befunde sprechen dafür, daß es sich um verschiedene Sporozoenspecies mit spezifischen Wirten handelt. Von Pilzinfektionen werden gesunde Tiere und Cysten ebenso wie tote befallen, und zwar ist Verpilzung bei Eutardigraden (129) wie bei *Echiniscoides* festgestellt worden (76, p. 521). Eine solche perniziöse, den Tardigraden aufzehrende an *Empusa muscae* erinnernde Phycomycetenart ist *Macrobiotophthora vinariensis* (Fig. 133). Die aus

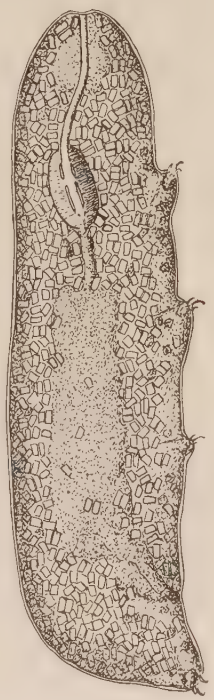


Fig. 132. *Hypsibius* (*Diphascon*) *spitzbergensis* mit *Pleistophora*-spec. infiziert. Nach 140 und 148, verändert.)

und er meint schließlich, „es wäre noch zu untersuchen, ob Staubmilben, wie immer wieder betont, aber nie direkt bewiesen wird, zu den Feinden“ der Tardigraden „in der Anabiose zu rechnen sind“ (118, p. 463).

[1]) Zool. Bericht, Bd. 9 (1926), p. 119, Ref. 352, J. Georgévitch.

dem toten Wirtstier herauswachsenden Mycelschläuche schnüren an ihren Enden eiförmige Konidien oder dickwandige Sporen ab (129, p. 392). Aus den Konidien treiben neue Schläuche aus, dringen, wenn sich die Möglichkeit bietet, in gesunde Tiere ein oder gehen auch zur Sporenbildung über. Eine zweite, noch nicht näher identifizierte Phycomycetenart, die vielleicht zu den Saprolegniaceen gehört, stellt Fig. 134 dar. Das ist möglicherweise dieselbe Art, die als erster J. Murray in Tardigraden aus Schottland und Tieren von Franz-Josephsland, nicht, wie er hinsichtlich des letzten Fundortes meinte, in Gelegen gefunden hat (93, p. 675—676, tab. 2, fig. 9a).

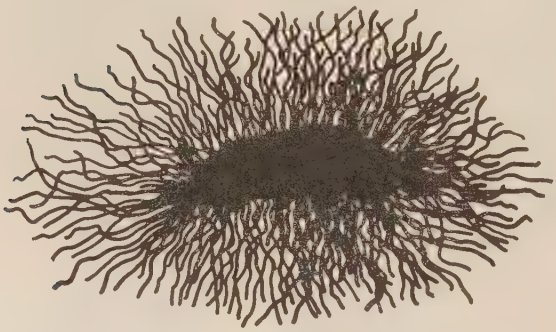


Fig. 133. Kadaver eines *Hypsibius dujardini* mit Mycelhülle von *Macrobiotophthora vimariensis*. (Nach 129, verändert.)

Fig. 134. *Milnesium tardigradum*, von Pilzen (Phycomyceten?) zerstört. Etwa 100 : 1. (Nach 77.)

5. Horizontale Verbreitung

Über die horizontale Verbreitung der Tardigraden zusammenfassende Angaben, etwa in Form einer Verteilung der Genera auf Faunenreiche oder Regionen zu geben, ist nicht möglich, da die Sammelresultate außerordentlich lückenhaft sind. Von den Meerestardigraden sind nur vereinzelte Fundorte bekannt, und für die Landtardigraden, wie Süßwasser- und Moosformen gemeinsam bezeichnet seien, gilt im allgemeinen, daß sie in allen den Ländern gefunden wurden, wo man nach ihnen gesucht hat. Wohl gibt es Formen mit bisher noch vereinzeltem Vorkommen, wie etwa *Oreella mollis* und *Parechiniscus chitonides* beweisen. Auch das Fehlen der Echiniscen auf dem antarktischen Kontinent, das vielleicht in einer gewissen Kälteempfindlichkeit dieser Formen seinen Grund haben könnte (vgl. S. 234), gehört hierher, aber diese wenigen Fälle reichen nicht zur Charakterisierung bestimmter

tiergeographischer Regionen aus. Vom asiatischen Kontinent sind nur aus einem beschränkten Distrikt (Sikkim) im Himalaya (92) sowie vom Altai (184) Tardigraden beschrieben und vom Baikalsee ist ihr Vorkommen erwähnt worden (18). Von Afrika sind der gesamte Norden, Westen und Südwesten vollständig unerforscht, von Australien liegen nur einige Fundnotizen aus Queensland und Neusüdwales vor, und aus dem Gebiet der Vereinigten Staaten von Nordamerika ist von einer älteren, nicht zu deutenden Notiz (105) abgesehen, nur je eine Species von den Niagarafällen und aus dem Stadtpark von Washington (D. C.) erwähnt worden (81, p. 147, 206). Aber auch Europa ist erst teilweise erforscht, denn nur von Irland, Schottland, Schweden, Finnland, Frankreich, Deutschland und der Schweiz liegen zahlreiche Fundnotizen vor. Gründlich untersucht ist auch die Tardigradenfauna der Arktis, was neben der Geringfügigkeit der Sammelresultate aus den Tropen vielleicht zu dem bereits besprochenen, meiner Ansicht nach verfrühten Urteil von der Tardigradenarmut der Tropen geführt hat (vgl. S. 232). Nach den Veröffentlichungen zu urteilen, sind aus folgenden tropischen Gebieten noch gar keine Moose untersucht worden: Von der Neogaea aus Venezuela, Guayana und Brasilien (einmal erwähnt für *Macrobiotus occidentalis* 101, p. 29), von Afrika aus den Gebieten des Senegal, Niger, Kongo, Kunene, dem Unterlauf des Sambesi und aus Abessinien, von der orientalischen Region aus Vorder- und Hinterindien, sowie aus Südchina, um nur einige große tropische Gebiete zu nennen.

Da für die Arktis, für Schottland und die Schweiz ausführliche Sammelergebnisse vorliegen, hat man tiergeographische Beziehungen zwischen diesen Gebieten aufdecken wollen (98, p. 90). Als Glazialrelikte wurden *Echiniscus oihonnae*, *E. spitzbergensis*, *Pseudechiniscus victor* und *Hypsibius* (*Diphascon*) *spitzbergensis* genannt (125, p.11, 13, 14). Diese Angaben sind unter Berücksichtigung der Gesamtverbreitung der betreffenden Echiniscen und des *Hypsibius* nicht aufrecht zu erhalten, auch erscheint es bei dem heutigen Stand der Forschung nicht angängig, eine so selten gefundene Art, wie *Pseudechiniscus victor* als Glazialrelikt anzusprechen, weil die drei bisher bekannt gewordenen Fundorte in der Arktis und der Schweiz liegen. *Hypsibius* (*Diphascon*) *scoticus* ist früher als nordische Form bezeichnet (56, p. 34), dann aber in Südamerika, wie in Südafrika gefunden und mit einer Art von der Possessioninsel identifiziert worden. Das mahnt zur Vorsicht im Urteil über die Herkunft einer Tardigradenart, und *H. scoticus*, wie auch mehrere andere, zeigen durch ihre Verbreitung, wie ungeeignet geographische Namen für die Benennung einer Tardigradenspecies sind. Auch *Macrobiotus coronifer*, der zunächst nur in der Arktis und in der Schweiz (56, p. 34, 106), dann aber unter anderem auch in der Eifel, in Frankreich und in Südamerika gefunden wurde, ist kein Glazialrelikt. Sichere bipolare Tardigraden, das heißt nur in

der Arktis und in der Antarktis vorkommende Species, gibt es nicht; *Hypsibius arcticus*, für den nur zwei arktische und ein antarktischer Fundort genannt wurden (123, p. 39), ist auch in Europa, Afrika, Australien, Nord- und Südamerika gefunden worden (vgl. S. 507). Am nächsten kommen dem Begriff der Bipolarität *Hypsibius murrayi* und *H. antarcticus*. Der erste ist auf Spitzbergen, Novaja Semlja und den Crozetinseln gefunden worden, aber alle drei Fundorte stammen von Richters, dessen Beschreibungen wie Determinationen nicht als unbedingt zuverlässig gelten können. *Hypsibius antarcticus* ist zuerst aus der Antarktis (149, p. 296) und dann aus Mittelschweden (17, p. 141) gemeldet worden, aber den zweiten Fundort hat G. Thulin, der die schwedische Tardigradenfauna gründlich durchforscht hat, bisher nicht bestätigt.

Die kosmopolitische Zusammensetzung der Tardigradenfauna in Moosen aus beliebigen Zonen ergibt sich meines Erachtens als verallgemeinertes Ergebnis aus der Bestandsaufnahme aller heute bekannten Arten und ihrer Fundorte, wie sie im systematischen Teil dieses Bandes vorliegt. Früher wurde die Verbreitung der Tardigradenspecies als nicht in dem Maße kosmopolitisch wie die der Rotatorien bezeichnet (86, p. 26), aber dieses Urteil stammt aus der Anfangszeit der Tardigradensystematik. Betrachtet man spätere Sammelergebnisse aus Ost- und Südafrika (95; 100; 81, p. 61), so ergeben sich von den unbenannten Arten und dem unsicheren *Hypsibius tetronyx* abgesehen, 26 Species aus Afrika. Von diesen sind fünf bisher nur in Afrika gefunden worden, und das ist für Tardigraden bereits eine auffallend hohe Zahl von „Endemismen", wenn man vier von diesen Arten, die nur einmal an einem Fundort festgestellt worden sind, so nennen kann. Von Bolivien und Peru sind 16 sicher determinierte Arten aufgezählt worden (101, p. 28), von denen nur eine auf Südamerika beschränkt ist. Aus den in Colombia gesammelten Moosen wurden 26 genau zu bestimmende Arten isoliert (59), unter denen eine neue Species, *Hypsibius fuhrmanni* und außerdem nur eine weitere (*Echiniscus fischeri*) sich befand, die nach ihrer bisher festgestellten Verbreitung als auf die Neogaea beschränkt gelten muß. Unter Zugrundelegung meiner Synopsis der Tardigraden (81) und der seitdem publizierten Arbeit (184) ergeben sich insgesamt 274 Tardigradenspecies. Bei dieser Zahl sind die 11 Varietäten und Formae wie selbständige Arten behandelt. Schaltet man die 6 nur von vereinzelten Fundorten bekannten Meerestardigraden aus, ferner die 86 unbenannten Species, sowie die 71 unsicheren oder bisher nur an einem Fundort gefundenen Arten, so verbleiben 111 sichere und an mehr als einem Fundort festgestellte Arten[1]). Nach

[1]) Durch die erst nach Abschluß der nachstehenden Listen erfolgte Feststellung des bisher nur von Schottland bekannten *Hypsibius* (*Diphascon*) *bullatus* in der Berliner Umgebung erhöht sich die Zahl der sicheren, von mehr als einem Fundort bekannten Arten auf 112 und erniedrigt sich die Zahl der unsicheren bzw. nur von einem Fundort gemeldeten auf 70.

der Häufigkeit ihres Vorkommens sind diese 111 Species im folgenden in zwei Verbreitungstabellen angeordnet worden. Die erste umfaßt die von vier und mehr Fundorten festgestellten Arten, die zweite die bisher von zwei bis drei Fundorten bekannt gewordenen.

Diese Tabellen geben vor allen Dingen einen Überblick über den Stand der Forschung. Wenn beispielsweise von den 64 Arten der ersten Liste 60 in Europa und nur 19 in Asien einschließlich Japans und des Malayischen Archipels gefunden worden sind, wenn in Südeuropa 11 Species, dagegen in Mitteleuropa von den 60 überhaupt für Europa festgestellten der ersten Liste 56 Arten gefunden worden sind, so sind das keine tiergeographisch verwertbaren Resultate, sondern zufällige Ergebnisse der Sammeltätigkeit. Wenn etwa 40—50 Species in jedem der gut erforschten Länder Nordeuropas (Schottland, Schweden) und Mitteleuropas (Frankreich, Deutschland, Schweiz) festgestellt worden sind (22a, p. 373, 374), und man vergleicht damit, daß nur 24 Arten von mehr als einem Fundort für ganz Nordamerika angegeben worden sind, so wird man hieraus keine zoogeographischen Schlüsse ziehen, sondern die Tabellen in erster Linie als statistische Übersichten des Standes der Tardigradenforschung beurteilen. Immerhin sind sie doch in einigen Punkten auszuwerten.

Als echte Kosmopoliten läßt die erste Tabelle die folgenden 5 oder 7 Species erkennen: *Pseudechiniscus suillus*, *Macrobiotus harmsworthi*, *M. hufelandii*, *Hypsibius oberhaeuseri* und *Milnesium tardigradum*; diesen können noch *Macrobiotus intermedius* und *M. echinogenitus* angeschlossen werden. Als rein arktisch sind von den mehr als einmal gefundenen sicheren Tardigradenspecies nur zu bezeichnen *Hypsibius* (*Diphascon*) *recamieri* (Grönland, Spitzbergen) und *H.* (*D.*) *stappersi* (Bäreninsel, Spitzbergen); beide Arten sind von Richters nur unvollständig beschrieben und abgebildet worden. Alle übrigen arktischen Arten sind auch in Europa gefunden worden und zwar bis auf zwei alle auch in Nordeuropa. Die beiden Ausnahmen sind der arktische und mitteleuropäisch-alpine *Pseudechiniscus victor* und *Hypsibius* (*Diphascon*) *belgicae*, der bisher nur in der Arktis und in der Berliner Umgebung gefunden worden ist. Wie bereits für *Pseudechiniscus victor* bemerkt, scheint es mir verfrüht zu sein, diese beiden je von drei Fundorten (die wenige Kilometer voneinander entfernten Matterhorn und Monte-Rosagruppe können nur als ein Fundort gelten) gemeldeten Arten als Glazialrelikte zu bezeichnen. Hinzuweisen ist auch auf diejenigen Species, die bisher weder in Europa, noch in der Arktis, also den am besten erforschten Gebieten gesammelt, dagegen in außereuropäischen Gebieten mehr als einmal gefunden worden sind. Diese 15 Arten, deren Verbreitung in der Tabelle auf S. 253 zusammengestellt ist, beeinträchtigen im Augenblick das Bild der kosmopolitischen Zusammensetzung eines jeden Mooses; sie deuten vielleicht

Übersicht der horizontalen, kontinentalen Verbreitung der 64 sicheren, von vier und mehr Fundorten festgestellten Tardigradenarten

	Arktis	Nordeuropa	Mitteleuropa	Südeuropa	Asien inkl. Malay. Archipel	Afrika inkl. Canaren, Ascension	Australien, Neuseeland, Oceanien	Nordamerika[1]	Südamerika	Subantarkt.-Inseln, Antarkt. Kontinent
Echiniscus (Bryodelphax) parvulus	—	×	×	×	×	—	—	×	×?	—
E. arctomys	×	—	×	—	×	—	×	—	—	—
E. wendti	×	×	×	—	—	—	—	—	×	×
E. gladiator	—	×	×	—	—	—	×	×	—	—
E. duboisi	—	—	—	—	×	×	×	—	—	—
E. spinulosus	×	—	×	—	—	—	×	—	—	—
E. spiniger	—	—	×	—	×	—	×	—	×	—
E. oihonnae	×	×	×	—	—	—	×	×	—	—
E. merokensis f. *suecicus*	—	×	×	—	—	—	—	—	—	—
E. quadrispinosus	×	×	×	—	—	×	—	—	×	—
E. spitzbergensis	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—
E. spinuloides	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
E. merokensis	×	×	×	×	—	×	—	—	—	—
E. muscicola	×?	×?	×	—	—	—	—	—	—	×
E. blumi	×	×	×	—	—	—	×	—	×	—
E. testudo	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—
E. filamentosus	—	×	—	—	—	—	—	—	—	—
E. granulatus	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—
Pseudechiniscus suillus	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
P. novaezeelandiae	—	—	—	—	—	—	×	—	×	—
P. islandicus	—	×	×	—	—	—	—	—	—	—
P. cornutus	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—
Macrobiotus occidentalis	—	×?	×	—	—	—	×	×	×	—
M. richtersii	—	×	×	—	×	×	×	—	—	—
M. furciger	—	—	×	—	—	—	×	—	×	×
M. intermedius	×	×	×	—	×	×	×	×	×	×
M. harmsworthi	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
M. crassidens	—	—	—	—	—	×	×	—	—	—
M. montanus	×?	×?	×	—	—	—	×	—	—	—
M. virgatus	×?	—	×	—	—	—	×?	×	×	—
M. macronyx	×?	×	×	×	×?	×?	—	—	×?	—
M. ambiguus	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—
M. dispar	×	×	×	—	×	—	×	—	×	—
M. pullari	×	×	×	—	—	—	—	—	×	—
M. hufelandii	×	×	×	×	×	×	×	×	×	
M. rubens	—	—	—	—	×	×	×	×	×	—
M. echinogenitus	×	×	×	×	×	×	×	×	×	—
M. coronifer	×	×	×	—	—	—	—	—	×	—
M. islandicus	×?	×	×	—	—	—	—	—	—	

[1]) Die Fundnotizen für Nordamerika betreffen fast ausschließlich Canada (96) und das südliche Mexiko (57).

Fortsetzung

	Arktis	Nordeuropa	Mitteleuropa	Südeuropa	Asien inkl. Malay. Archipel	Afrika inkl. Canaren, Ascension	Australien, Neuseeland, Oceanien	Nordamerika	Südamerika	Subantarkt.-Inseln, Antarkt. Kontinent
Hypsibius (Diphascon) spitzbergensis	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—
H. (D.) angustatus	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—
H. (D.) scoticus	×	×	×	—	—	×	×	×	×	×
H. (D.) oculatus	—	×	×	—	—	—	—	—	—	—
H. (D.) alpinus	×	×	×	—	—	×	×	×	—	×
H. (D.) chilenensis	×	×	×	—	×	—	×	×	×	×
H. ornatus	×	×	×	—	—	—	×	—	×	—
H. ornatus f. *spinosissimus*	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—
H. verrucosus	—	×	×	—	—	—	—	—	—	—
H. papillifer	×	×	×	—	—	—	×	—	—	—
H. sattleri	×	×	×	—	×	—	×	×	—	×
H. annulatus	×	×	×	—	—	—	×	—	—	—
H. tuberculatus	×	×	×	×	—	×	—	×	×	—
H. nodosus	—	—	×	—	×	×	—	—	×	—
H. schaudinni	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—
H. augusti	×	×	×	—	—	—	×	—	—	—
H. areolatus	×	×	×	—	×	×	×	×	×	—
H. zetlandicus	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
H. pallidus	—	×	×	—	—	—	—	—	—	—
H. dujardini	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—
H. convergens	—	—	×	—	—	—	—	×	—	—
H. oberhaeuseri	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
H. hastatus	—	×	×	—	—	—	—	—	—	—
H. arcticus	×	×	×	—	—	×	×	×	×	×
Milnesium tardigradum	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
Also im ganzen:	44	52	57	11	19	20	33	21	28	14

Übersicht der horizontalen, kontinentalen Verbreitung der 47 sicheren, von zwei bis drei Fundorten festgestellten Tardigradenarten

	Arktis	Nordeuropa	Mitteleuropa	Südeuropa	Asien inkl. Malay. Archipel	Afrika inkl. Canaren, Ascension	Australien, Neuseeland, Oceanien	Nordamerika[1])	Südamerika	Subantarkt. Inseln, Antarkt. Kontinent
Oreella mollis	—	—	×	—	—	—	×	—	—	—
Parechiniscus chitonides	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—
Echiniscus bigranulatus	—	—	—	—	×	—	—	—	×	—
E. reticulatus	—	×	—	—	×	—	—	—	—	—

[1]) Vgl. Anmerkung Seite 250.

Fortsetzung

	Arktis	Nordeuropa	Mitteleuropa	Südeuropa	Asien inkl. Malay. Archipel	Afrika inkl. Canaren, Ascension	Australien, Neuseeland, Oceanien	Nordamerika	Südamerika	Subantarkt. Inseln, Antarkt. Kontinent
E. kerguelensis	—	×	—	—	—	—	×	—	—	—
E. viridis	—	×	—	—	—	—	×	—	—	—
E. gladiator, f. *exarmatus*	—	×	×	—	—	—	×	—	—	—
E. canadensis	—	—	×	—	—	—	—	×	—	—
E. baius	—	—	—	—	×	—	—	—	—	—
E. perarmatus	—	—	—	—	—	×	× ?	—	—	—
E. pusae	—	—	—	—	×	×			-	-
E. bisetosus	—	—	×	—	—	—	—	× ?	—	—
E. africanus	—	—	—	—	—	×	—	—	—	-
E. lapponicus	—	×	×	—	—	—	—	-	-	-
E. quadrispinosus f. *cribrosus*	—	×	—	—	× ?	—	—			-
E. quadrispinosus f. *fissispinosus*	—	×	—	—	—	—	—		-	—
E. scrofa	—	—	×	—	—	—	-	-		-
E. meridionalis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
E. crassus	—	×	×	—						
E. testudo, f. *trifilis*	—	—	×	—	—	—				- -
E. fischeri	—	—	—	—	—	—	—	—	×	—
Pseudechiniscus conifer	—	—	×	—	—			-		
P. victor	×	—	×	—	—	—	—			- -
Macrobiotus orcadensis	—	×	—	—	—	—	—			- -
M. luteus	—	×	—	—	—	—			—	- -
M. hufelandioides	—	—	—	—	—	×	×	—	—	—
M. furcatus	—	× ?	×	—	—	—			-	
M. dubius	×	×	—	—	—	—	- -			- -
M. hibernicus	—	—	×	—	—	—	—	—	—	-
Hypsibius (*Diphascon*) *belgicae*	×	—	×	—	—	—	—	—	—	
H. (*D.*) *recamieri*	×	—	—	—	—	—	—	—	- -	- -
H. (*D.*) *stappersi*	×	—	—	—	—	—	—	—		-
H. (*D.*) *prorsirostris*	—	×	×	—	—	—	—	—	—	-
H. (*D.*) *arduifrons*	—	×	—	—	×	—	—	—	- -	-
H. ornatus, f. *caelatus*	—	×	×	—	—	—	—	—	—	—
H. undulatus	—	×	—	—	—	—	—	-		-
H. papillifer, f. *bulbosus*	—	×	×	—	—	—	—	—		
H. asper	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
H. indicus	—	—	—	—	×	×	—	—		-
H. prosostomus	—	×	—	—	—	—	—	—	—	—
H. canadensis	—	—	—	—	—	—	—	×	—	—
H. tetradactyloides	—	—	×	—	—	—	—	—	—	
H. heinisi	×	×	—	—	—	—				
H. murrayi	×	—	—	—	—	—	—	—	—	×
H. antarcticus	—	×	—	—	—	—	—	—	—	×
H. microps	—	×	—	-	×	—	—	—		—
H. conjungens	—	×	×	—	—	—	—	—	-	—
Also im ganzen:	7	22	19	—	8	5	6	3	2	5

Übersicht der horizontalen, kontinentalen Verbreitung der 15 sicheren, von zwei bis drei und mehr als drei (durch! hinter dem Speciesnamen gekennzeichnet) Fundorten festgestellten Tardigradenarten, die bis jetzt in Europa fehlen.

	Himalaya	Malay. Archipel	Afrikan. Kontinent	Australien	Oceanien, Neuseeland	Canada	Südl. Mexiko	Südamerika	Subantarkt. Inseln
Echiniscus bigranulatus!		Krakatau	Südafrika (64, p. 237)					Colombia, Paraguay, Feuerland	
E. duboisi!		Java, Krakatau	Kapland	Queensland, N.-S.-Wales					
E. baius		Java, Lombok							
E. perarmatus			Kapland		? Oahu				
E. pusae		Lombok	Kapland						
E. africanus			N.-Transvaal Kapland						
E. meridionalis									S.-Orkneys, S.-Shetlands
E. fischeri								Colombia, Bolivia, Paraguay	
Pseudechiniscus novaezeelandiae!				N.-S.-Wales	Oahu, Neuseeland			Colombia	
Macrobiotus hufelandioides			Br.-O.-Afr., N.-Transvaal	N.-S.-Wales					
M. crassidens!			Br.-O.-Afr., Kapland	N.-S.-Wales	Oahu				
M. rubens!	Sikkim	Sumatra	Br.-O.-Afr., Ascension	N.-S.-Wales			S.-Mexiko	Colombia, Bolivia	
Hypsibius asper									S.-Orkneys, S.-Georgien
H. indicus	Sikkim		Br.-O.-Afr.						
H. canadensis						Vancouver-Insel Rocky Mts.			

an, daß gewisse Züge regional beschränkter Verbreitung auch bei den Tardigraden vorkommen. Die ausschließlich arktischen und europäischen Arten diesen außereuropäischen gegenüberzustellen, wäre irreführend, denn von den arktisch-europäischen Species werden gewiß noch viele außerhalb Europas gefunden werden. Auch die hier zusammengestellten nur außereuropäischen Arten mögen bald zum großen Teil auch in Europa gefunden werden, wie das bei *Hypsibius nodosus* in neuester Zeit geschehen ist (81, p. 189). Trotzdem erscheint es für die europäischen Sammler von Interesse, die heute als Exoten zu bezeichnenden Tardigradenarten, soweit es sich um sichere und von mehr als einem Fundort gesammelte Species handelt, zusammengestellt zu sehen.

Der Begriff der vikariierenden Arten gehört in die Tardigradenverbreitung kaum hinein, da passive Verbreitungsmöglichkeit und weitgehende Euryökie eine Isolation verhindern. Trotzdem könnte wohl nach dem heutigen Stand der rein afrikanische *Echiniscus africanus* als vikariierende Art zu dem nord- und mitteleuropäischen, morphologisch ihm nahestehenden *Echiniscus lapponicus* bezeichnet werden. Die beiden bisher nur aus der Subantarktis festgestellten *Echiniscus meridionalis* und *Hypsibius asper*, beide freilich nur von je zwei Fundorten bekannt, der nur aus Südamerika von drei weit auseinander liegenden Fundorten gemeldete *Echiniscus fischeri*, der nur aus dem südlichen Afrika an zwei verschiedenen Stellen gesammelte *Echiniscus africanus* und der von zwei Fundorten aus Canada festgestellte *Hypsibius canadensis*, insgesamt also 5 Species, zeigen nach dem augenblicklichen Stand eine ausgesprochen lokale Verbreitung. Allerdings haftet jedem tiergeographischen Urteil über Tardigraden eine große Unsicherheit an, da es meist unmöglich ist, die Determination eines Untersuchers nachzuprüfen. Die Belegpräparate der Sammelausbeuten befinden sich meist nicht in den für mikroskopische Tiere wenig interessierten zoologischen Museen, und selbst wenn das, wie bei Richters' Tardigradenpräparaten von der Deutschen Südpolarexpedition der Fall ist, so ist an den gequetschten, übermäßig aufgehellten Tieren, die für eine Nachuntersuchung oft ungeeignet liegen, meist nicht viel zu erkennen. Eine Änderung dieses Zustandes ist kaum zu erwarten, denn es ist sehr schwer, gute Dauerpräparate totaler Tardigradenindividuen herzustellen.

Von den Lücken in der Sammeltätigkeit und der Unsicherheit mancher Determinationen abgesehen, bleibt noch eine, in der Verbreitung mancher Arten erkennbare Beschränkung des Vorkommens auf einige Fundstellen innerhalb eines größeren Gebietes zu erörtern. So wurden als „seltene" oder „lokale" Arten *Hypsibius augusti* und *H. hastatus*, zwei hygrophile stenohygre Species, deren Gesamtverbreitung aus der Tabelle (vgl. S. 251) hervorgeht, bezeichnet (99,

p. 13). Murray hat Hunderte von ökologisch ähnlichen Biotopen untersucht und trotzdem diese Species nur hier und da, oder auch nur an einer einzigen Stelle gefunden, so den *Hypsibius augusti* in Schottland und Irland (99, p. 1, 11) je einmal. Auch andere Arten sind in verschiedenen größeren Gebieten selten, so etwa in Deutschland *Echiniscus scrofa*, *Hypsibius nodosus* und *H.* (*Diphascon*) *belgicae*, ohne daß man in ihrer Gebundenheit an bestimmte Umweltsbedingungen einen Grund für die zerstreute Verbreitung erkennen könnte. Anscheinend bedingen nicht immer Unterschiede in der ökologischen Valenz der einzelnen Arten solche Sammelresultate, wie Murray sie aus Queensland mitgeteilt hat (96, p. 125), und wie sie wohl jeder Spezialist aus seinem engeren Sammelgebiet schildern könnte. Nach gründlicher Sammeltätigkeit mit kümmerlichen Ergebnissen fand Murray, dieser erfahrene Sammler, schließlich eine ganze Reihe von Arten in einem Moospolster, das sich in keiner Weise von den vorher gesammelten unterschied. Sicher wäre es falsch, bei einer derartigen Launenhaftigkeit („capriciousness") im Vorkommen der Tardigraden alle in einem solchen Polster gefundenen Arten als stenök zu bezeichnen.

Um das Verständnis dieses sporadischen Vorkommens, das für viele Tardigraden geradezu charakteristisch ist, anzubahnen, sei auf die bereits oben berührte Speciesbildung (vgl. S. 169) in dieser Gruppe kurz eingegangen. Die Entstehung neuer Arten dauert bei den Tardigraden wahrscheinlich heute noch an. Wenn einige einander nahestehende Echiniscen durch Zahl der Anhänge und Plattenskulptur oder Macrobioten durch Schlundkopfeinlagerungen, Krallen oder Charaktere der Eischale unterschieden sind, so wird man diese im Habitus einander oft sehr ähnlichen Arten mit Cuénot als Kleinmutationen auffassen dürfen (22b, p. 374). Die Modifikationen als fluktuierende, nicht erbliche Variationen, zu denen gewiß viele der nur einmal in wenigen Stücken gefundenen unbenannten „Arten" gehören, mögen als für die Speciesbildung bedeutungslos beiseite bleiben. Neben den Mutationen könnten auch Neukombinationen als neue Tardigradenspecies auftreten. So könnten die in gemischten Populationen von *Hypsibius sattleri*, *H. tuberculatus* und *H. nodosus* vorkommenden Skulpturübergänge als Heterozygoten ohne Dominanz zu deuten sein. Bei anderen Arten, etwa bei *M. hufelandii*, könnte glatte Distalscheibe des Eiausschusses dominant, aufgefranste rezessiv sein, und bei passiver Verbreitung eines homozygot rezessiven Eies oder Weibchens im Tönnchenstadium kann in einem Moos (Dachmoos Helgoland, Unterland) die ganze Population den rein weiter gezüchteten rezessiven Charakter aufweisen. Nach der Häufigkeit seines Vorkommens zu urteilen, ist dieses Merkmal für Selektionswirkung indifferent. Vielleicht sind *M. furciger* und *M. anderssoni* auch nichts anderes, als rezessiv homozygote *M. hufelandii*.

Freilich bestehen zwischen den genannten Macrobioten noch weitere Unterschiede, und eine gesonderte Benennung wäre auch für rezessive Homozygoten berechtigt, sodaß meine Ausführungen keinesfalls als Vorschläge zu verfrühten Synonymsetzungen zu verstehen sind. An der Lösung der Frage, wie weit bei nahestehenden Tardigradenarten die verschiedenen Phänotypen auch genotypisch verschieden oder als Modifikationen (vielleicht als Dauermodifikationen) anzusehen sind, könnten auch die Systematiker mitarbeiten, da eine Züchtung der Tiere aus dem Ei bis zur eigenen Eiablage bis jetzt kaum möglich ist. Wenn die Sammler ihre „typischen" und „abweichenden" Stücke aus der Population einer gesammelten Art zählen, und diese Zählungen aus demselben Freilandmoos in mehrmonatlichen Abständen wiederholen würden, ließen sich vielleicht Aufschlüsse über Modifikationen wie Mutationen finden.[1])

Daß derartige Mutationen auch jetzt noch auftreten, nehme ich mit Cuénot (22a, p. 373) an, und mit dieser Annahme wird auch die „Launenhaftigkeit" in der Verbreitung einzelner Tardigradenarten etwas verständlich. Die erst in jüngerer Zeit mutativ entstandenen Arten sind in der Gesamtheit ihrer Generationsfolgen noch nicht so vielen Gelegenheiten zu passiver Verbreitung ausgesetzt gewesen, wie die älteren. Für einzelne Species wird Cuénot's Gedanke sich fruchtbar erweisen; zu verallgemeinern ist er keineswegs. So können nicht die oben zusammengestellten echten Kosmopoliten als die „ältesten" Tardigradenarten gelten, und die bisher erst je zweimal gefundenen *Oreella* und *Parechiniscus* sind phylogenetisch älter als die Echiniscen, von denen mehrere Arten sehr weit verbreitet sind. Auch die allgemein aus der Tabelle (vgl. S. 250—251) resultierende Tatsache, daß die Echiniscen und Pseudechiniscen mit insgesamt etwa 65 sicheren Arten ärmer sind an weitverbreiteten Species als die Macrobioten mit 35 sicheren Arten oder die Hypsibien mit 50 sicheren Arten, möchte ich nicht in dem Sinne deuten, daß die Echiniscen phylogenetisch jünger wären, als die Eutardigraden. In ihren Wurzeln sind die Echiniscen sogar älter. Der genannte Verbreitungsunterschied ist auch kaum durch die weitgehende Indifferenz der Eutardigraden gegen dauernde Nässe zu erklären, die bei allen Echiniscen vielleicht nicht in gleicher Weise vorhanden ist, sondern durch die in beiden Gruppen prinzipiell verschiedene Methodik der Speciesunterscheidung. Bei den Echiniscen wurden früher oft nur die Kombinationen der dorsalen und lateralen Körperanhänge gewertet, und die zahlreichen, nach diesen Merkmalen auf-

[1]) Sobald freilich die phänotypischen Unterschiede Selektionswert besitzen, was für die üblichen Artunterschiede der Echiniscen wie der Eutardigraden kaum zu beweisen, aber auch nicht mit Sicherheit zu verneinen sein dürfte, können, wie auch H. Grüneberg gezeigt hat (Ztschr. ind. Abst. u. Vererb., vol. 44, p. 289 [1927]), feste Zahlenverhältnisse und gemeinsames Vorkommen der verschiedenen Formen unter verschiedenartigen Umweltsbedingungen nicht erwartet werden.

gestellten Arten dürften zum Teil Jugend- oder Altersstadien anders benannter Species sein. Bei den Eutardigraden dagegen ist die Speciesunterscheidung, wie auch THULIN's neueste Untersuchungen (184) beweisen, äußerst schwierig, und sicher nicht jede Determination, die zu dem Gesamtbild der vielfach weltweiten Verbreitung mancher Eutardigradenarten beigetragen hat, würde der Nachprüfung moderner Systematik standhalten.

Die Ausbildung geographischer Rassen scheint bei *Milnesium tardigradum* angedeutet zu sein, denn von dieser Art hat J. MURRAY in Irland durchweg Stücke mit dreispitzigen Steighaken (Nebenästen) gefunden (99, p. 6), während NEDERSTRÖM in Moosen aus Lappland Tiere mit vierspitzigen Steighaken (forma *quadrifidum*) angetroffen hat (102, p. 9—10). Für eine Reihe von Arten, *Echiniscus spitzbergensis* (91, p. 653), *Macrobiotus coronifer* (140, p. 505; 56, p. 44—45), *Hypsibius areolatus* (96, p. 168), *H.* (*Diphascon*) *chilenensis* (109, p. 538; 85, p. 695; 88, p. 331; 138, p. 62; 153, p. 10; 183, p. 40) und *Milnesium tardigradum* (102, p. 9) ist aus den Größenangaben an den zitierten Stellen zu sehen, daß die Individuen derselben Species gegen die Pole hin größer werden. Da Tardigraden allgemein nach Eintritt der Geschlechtsreife noch wachsen, kann man kaum annehmen, daß die Kälte durch Verzögerung der Geschlechtsreife die Wachstumsperiode verlängert. Die Ursache stärkeren Wachstums in besseren Lebensbedingungen der Polargebiete sehen zu wollen, erscheint gleichfalls hypothetisch. Übrigens weisen die zusammengestellten Fälle vielleicht gar nicht auf eine Gesetzmäßigkeit hin, denn die größten bisher gefundenen Individuen des kosmopolitischen *Pseudechiniscus suillus* fanden sich in kapländischem Material (95, p. 517) (vgl. auch S. 4).

6. Vertikale Verbreitung

Ein Einfluß der Meereshöhe auf das Vorkommen der Tardigraden ist bisher nicht zu erkennen. So hat HEINIS aus Moos und Süßwasser aus Höhen von 2000—4000 m 17 Arten aufgezählt (56, p. 89), die sämtlich auch in der Ebene vorkommen; das Gleiche gilt von den am Mont Blanc in 4300 m Höhe gefundenen *Pseudechiniscus suillus* und *Hypsibius oberhaeuseri* (82, p. 15, 16). Von dem höchstgelegenen Fundort, der für Tardigraden bisher bekannt geworden ist, Himalaya 6600 m, sind zwei Arten gesammelt worden, *Echiniscus arctomys* und *Macrobiotus eminens* (38, p. 452); die erste Art kommt auch in der Ebene vor, die zweite ist eine bisher nicht wiedergefundene Species dubia et inquirenda. Daß einzelne Arten bisher nur in den Alpen gefunden worden sind, wie etwa der von drei Fundorten festgestellte *Pseudechiniscus conifer*, berechtigt noch nicht, von speziell montanen Formen zu sprechen. Für ein beschränktes Gebiet, die Voralpen der Berra bei Freiburg in der Schweiz, hat RAHM aus den Regionen,

erstens der menschlichen Ansiedelungen, der Wiesen und des Mischwaldes, zweitens der des Nadelwaldes und einiger Waldwiesen bis zur Waldgrenze und drittens der Region der einen großen Teil des Jahres vom Schnee bedeckten Alpenwiesen die einzelnen Tardigradenarten getrennt aufgeführt (120, p. 3—9). Er meint, nach der Höhe zu eine Zunahme der Echiniscen feststellen zu können, da er in der ersten Region eine und in der zweiten und dritten je fünf Arten gefunden hat. Diese Zahlen sind für eine definitive Feststellung zu niedrig, freilich gibt Rahm an, daß die Individuenzahlen der Echiniscen mit zunehmender Höhe steigen (120, p. 11), und das möchte ich auf Grund eigener Untersuchungen hochalpiner Moose bestätigen. Das Vorkommen der Echiniscen in der Ebene darf aber keineswegs als nur durch gelegentliche passive Verbreitung bedingt angesehen werden, sondern es gibt auch in der Ebene an Echiniscenarten und Individuen sehr reiche Moose, so das auf S. 238 erwähnte Carwitzer Moos. Von allen an mehr als zwei Fundorten gefundenen sicheren Echiniscen ist bisher allein der obenerwähnte *Pseudechiniscus conifer* nur im Gebirge gefunden worden. Von mehr als zwei sicheren Fundorten festgestellte, rein montane Eutardigraden sind bisher nicht bekannt.

Im Boden ist einmal ein wahrscheinlich verschwemmtes Ei von *Macrobiotus hufelandii* in 10 cm Tiefe im Humus unter Moos gefunden worden (60, p. 83); im allgemeinen dringen die Tardigraden nicht in den Boden ein, sondern sind bei ihrer vertikalen Verbreitung in die Tiefe auf Gesteinsspalten, Höhlen und ähnliche unterirdische Räume angewiesen. Die ersten Höhlenfunde (66, p. 17) betreffen zwei unsichere, da unzureichend gekennzeichnete Arten; daß diese Formen „augenlos" sind (123, p. 35), das heißt, daß kein Augenpigment bei ihnen festgestellt worden ist, kann keinesfalls mit ihrem Höhlenleben in Verbindung gebracht werden. Auch bei vielen anderen Moos-, wie Süßwassertardigraden fehlt das Augenpigment und ist nicht einmal bei allen Individuen der gleichen Species vom gleichen Fundort durchweg vorhanden oder nicht vorhanden. Aus dem Eingang einer Grotte in der Triester Umgebung sind zwei Tardigradenarten gemeldet worden (61, p. 95, 96), von denen die eine Augenpigment besitzt, die andere nicht; von einer halbdunkelen Grotte auf einer der Comoren *Pseudechiniscus suillus*, eine Art mit Augenpigment (152, p. 19). Im Inneren der Sulzfluhhöhlen im Rhätikon (82, p. 15, 16) wurde *Hypsibius areolatus*, eine Art mit Augenpigment, gefunden; auch die anderen dort und im Höhleneingang gesammelten Arten *Pseudechiniscus suillus*, *Macrobiotus intermedius*, *Hypsibius oberhaeuseri* (Jungtiere) besitzen stets, *Macrobiotus intermedius* meist, Augenpigment. In 44 m und 98 m Tiefe sind vermutlich eingeschwemmte Tardigraden auch in Bergwerken gefunden worden.[1])

[1]) Hnatewytsch, B., Zool. Jahrb., Syst., vol. 56 (1929), p. 190, 237. Die richtige Determination der hier angeführten Species erscheint mir nicht verbürgt.

Den Angaben über das Tiefenvorkommen auf dem Lande seien noch einige über das Vorkommen in tiefem Wasser angefügt. *Milnesium tardigradum* ist aus dem Genfer See in Tiefen von 40 m (43, p. 90) und bis zu 150 m[1]) gefunden worden; *Macrobiotus macronyx* kommt in hochalpinen Gewässern, auf Meereshöhen bis zu 2640 m, in Tiefen bis zu 100 m vor (188, p. 192).[2]) *Macrobiotus ambiguus* ist im Genfer See zwischen *Thamnium lemani* in etwa 65 m Tiefe gefunden worden (91, p. 645, Anm.), *Macrobiotus hufelandii* in dem schottischen Loch Ness in 100 m Tiefe (85, p. 690). Bei der größten bisher für Tardigraden festgestellten Meerestiefe von 398 m (vgl. S. 296) handelt es sich vermutlich um ein abgesunkenes oder verschwemmtes Individuum.

7. Aktive und passive Verbreitung

Batillipes mirus geht bei stürmischem Wetter tiefer in den Sand hinein; das ist wohl der einzige Fall, in dem aktive Verbreitung durch Wanderung bei Tardigraden festgestellt worden ist. Ein in 10 cm Bodentiefe gefundenes Ei von *Macrobiotus hufelandii* (60, p. 83) ist wahrscheinlich nicht an dieser Stelle, sondern zwischen dem Moos abgelegt und später verschwemmt worden. Das Gleiche dürfte für drei in 15 cm Tiefe eines *Bryum*rasens angetroffene *Macrobiotus echinogenitus* (120, p. 12) gelten, sowie für die im Kraterinneren von Astroni (Süditalien) zwischen faulendem Laub festgestellten Tardigraden (26, p. 2). Levander[3]), Heinis (56, p. 100) und auch Spandl[4]) haben Tardigraden in Regentümpeln, also periodischen Gewässern gefunden; bei diesem Vorkommen, wie überhaupt beim Auftreten euryhygrer Tardigraden in Süßwasseransammlungen (vgl. S. 219, 230) handelt es sich um Tiere, die aus benachbarten Moosen eingeschwemmt worden sind. Ebenso zu beurteilen ist das Vorkommen von *Pseudechiniscus cornutus* in Regenpfützen (147, p. 197) und ähnliche Angaben über *Macrobiotus hufelandii* und *M. furciger* f. *vittatus* (153, p. 6). Bei den beiden letzten Arten ist an den betreffenden Fundorten vielleicht durch die Lichtfülle in den Süßwasseransammlungen eine verstärkte Pigmentablagerung bedingt worden. Das Auftreten von Tardigraden in Epiphytengewässern, auf Umbelliferen und anderen Pflanzen, wie Kardendisteln, muß wohl auf passive Verbreitung von Eiern oder trockenen Tieren,

[1]) Plessis-Gouret, G. du, Essay sur la Faune profonde des lacs de la Suisse, in: Mém. soc. helv. Sci. nat. XXIX, 2 livr. (1885), p. 48.

[2]) Zschokke, F., Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas (1911), Tardigrada, p. 129 bis 130.

[3]) Act. soc. Flor. Faun. Fenn., vol. 18 (1900), Nr. 6, p. 60.

[4]) Arch. Hydrobiol., vol. 16, Heft 1 (1925), Tardigrada p. 124—125. Die von Spandl für die aufgeführten Species genannten Fundorte konnten in den systematischen Teil dieses Buches ebensowenig, wie andere unsichere Listennamen (vgl. S. 295, Anm.) aufgenommen werden, da aus der Art, wie Spandl die Liste von Heinis (56, p. 100) wiedergibt, seine Unkenntnis der Tardigradensystematik erhellt.

also Tönnchenstadien, durch den Wind zurückgeführt werden. Derartige Transporte von Eiern und Ruhestadien, namentlich durch den Wind, bedingen die Verbreitung der Tardigraden in allererster Linie. Der Verschwemmung aktiv lebenstätiger Tiere wirken sowohl die Krallen entgegen, wie die in Spezialgruppen aufgelöste und daher zu differenzierten Leistungen befähigte Muskulatur. Eine gewisse mechanische Behinderung für Dislokationen mag auch in den cuticularen Körperanhängen liegen, wie sie bei Echiniscen und manchen Hypsibien vorkommen. Tatsächlich sind aktiv lebenstätige Tiere, und zwar Echiniscen mehr noch als Eutardigraden (vgl. S. 29, 160), viel schwerer als Eier, von der gehäuteten Cuticula umschlossene Gelege und trockene Tönnchenstadien aus dem Moos auszuwaschen, wie man das jederzeit bei Untersuchung gesammelter Moosproben feststellen kann. Heinis hat während eines heftigen Regengusses etwa 1 Liter Wasser von einem Dach aufgefangen, auf dem reichlich von Tardigraden besetzte Moospolster wuchsen, aber kein einziges Tardigradenindividuum ausgeschwemmt gefunden (56, p. 51). Ebenso fanden sich zwar Amoebozoen, Rotatorien und Nematoden, aber keine Tardigraden in dem Wasser, das sich nach einer Sturm- und Regennacht in einem Regenmesser angesammelt hatte (62, p. 21). Auch das Vorkommen von Tardigraden, genannt werden *Macrobiotus intermedius* (56, p. 33) und *M. macronyx*[1]), in Gebirgsbächen zwischen *Fontinalis* und anderen Moosen beweist, daß lebenstätige Tardigraden nicht leicht verschwemmt werden. Daher ist es unrichtig, wenn Ammann die Tardigradenarmut seiner von steilen Böschungen gesammelten Moose auf Ausspülung durch Regen zurückführt (2, p. 3, 7). Die einheitliche Artenzusammensetzung der Tardigradenfauna in den verschiedenen Moospolstern, etwa eines Daches oder eines Baumstammes (22a, p. 373) könnte wohl als Beispiel für passive Verbreitung der Tardigraden durch Regenwasser genannt werden, und zwar dürften namentlich nach Trockenperioden niederfallende Regen die Tönnchen aus dem einen Moospolster über ein Stück unbewachsener Rinde fort in das nächste Polster spülen.

Abgesehen von den Eiern unterliegen der passiven, hauptsächlich durch den Wind erfolgenden Verbreitung besonders die Ruhestadien, anabiotische Tönnchen und vielleicht auch Cysten, also die durch ungünstige Umweltsbedingungen verursachten Lebenszustände der Tardigraden. Die über so viele Länder ausgedehnte Verbreitung zahlreicher Tardigradenspecies beweist, daß die Möglichkeit, als Ei oder im inaktiven Lebenszustand durch den Wind an Örtlichkeiten zu gelangen, deren Bedingungen für einen Wiederbeginn des aktiven

---

[1]) Steinmann, P., Die Tierwelt der Gebirgsbäche, in: Ann. biol. lac., Bd. 1—2 (1906—08), p. 30—162; (1907), p. 56.

Lebens günstig sind, oft verwirklicht worden ist. Die fünf neuerdings sicher bestimmten Arten von Krakatau (64, p. 237) dürften wohl kaum seit dem Ausbruch unter der 30—40 m hohen, heißen Aschenschicht im anabiotischen Zustand gelegen haben. Vielmehr sind sie entweder mit flechten- und moosbewachsenen Baumstämmen durch Meeresströmungen, oder durch Vögel, wahrscheinlich aber als anabiotische Tönnchen oder Eier durch den Wind nach der Insel gelangt. Einen Transport durch Salzwasser würden Tardigraden aushalten (vgl. S. 238). Daß Vögel am Gefieder und an den Zehen Moosbewohner (Amoebozoa, Bdelloidea, Nematodes) mitführen, hat Heinis nachgewiesen (64, p. 241, 242). Auch durch Schnecken [*Helix* (*Chilotrema*) *lapicida*], Myriapoden (*Julus*) und Käfer (Carabiden, Staphyliniden u. a.) kann eine lokal beschränkte Verbreitung von Tardigradeneiern und erwachsenen Tieren im aktiven, wie im ruhenden Lebenszustand erfolgen (56, p. 96). Das Tempo, in dem durch den Wind verbreitete Tardigraden Moose auf den Steinen eines freistehenden Denkmals besiedelten, zeigt folgende Übersicht (56, p. 93; 64, p. 241):

Errichtung des Denkmals	Oktober 1904	
erste Untersuchung	Oktober 1906	2 Tardigradenarten
zweite Untersuchung	Oktober 1908	2 Tardigradenarten
dritte Untersuchung	Oktober 1927	5 Tardigradenarten

Im Laufe von 20 Jahren hat sich also die Artenzahl mehr als verdoppelt. Aus *Barbula* von einem Ziegeldach eines 3 Jahre alten Hauses wurden 2 Tardigradenarten gesammelt (56, p. 93, 94), aus Moos von einem Grabkreuz nach etwa 2 Jahren 3 Arten (118, p. 463), von einer 3 Jahre alten Mauer 2 Species (77, p. 336). Auch der Originalfundort des *Echiniscus granulatus* „Moos auf dem Skelett des Pottwals im Muséum d'histoire naturelle in Paris" (27, p. 282), spricht für eine passive Verbreitung von Eiern oder trockenstarren Tieren durch den Wind. Bei Untersuchungen, die Heinis mit steriler Holzwolle anstellte, die auf freiem Felde 1 m über dem Boden den atmosphärischen Einflüssen ausgesetzt wurde, sind nach 8 Tagen bereits Amoebozoen, Rotatorien und Nematoden festgestellt worden (62, p. 21); Tardigraden scheinen, wie auch ihr sporadisches Vorkommen in Freilandmoosen andeutet, die am wenigsten leicht verschleppbaren Formen der bryophilen Fauna zu sein. Heftige Stürme reißen namentlich im Gebirge ganze Pflanzenpolster oder Polsterteile los und treiben sie als Boden- oder Schneeläufer kilometerweit vor sich her, bis die Polster in irgendeiner Mulde liegen bleiben (62, p. 21). Freilich müßte ein solches totes Winderosionspolster schon zwischen bemooste Steine geweht werden, damit die mitgeführten Tardigraden ihr Leben fortführen könnten. Wie stets bei passiver Verbreitung, dürfte auch bei den Tardigraden ein hoher Prozentsatz der verschleppten Tiere zugrunde gehen, anderer-

seits bietet die Anabiose die Möglichkeit, ungünstige Lebensbedingungen sehr lange auszuhalten.

Für die Meeresformen, wie *Echiniscoides sigismundi*, kommt die Brandung als Transportmittel namentlich für die Eier in Betracht. Schwere Grundseen können Bodenformen wie *Batillipes mirus* mitsamt seinem Wohngebiet, dem Meeressand, dislocieren oder Küstenstrom und Strandvertriftung seine Verbreitung beeinflussen (76, p. 525).

VI. Untersuchungs- und Haltungstechnik

Die oben als Wohnorte der Tardigraden (vgl. S. 220—221, 224, 230 bis 231) genannten Medien, Meeressand, Meeresschlamm, *Enteromorpha*, Süßwasseralgen, Flechten, Moose oder Rosettenpflanzen werden gesammelt, nötigenfalls mit Hilfe eines Messers von ihrem Substrat gelöst und unter Beifügung einer genauen Fundnotiz mitgenommen. Zur Beschaffung von *Tetrakentron synaptae* werden die Mundtentakel von *Synapta inhaerens*, wenn nicht Lebendbeobachtung beabsichtigt ist, abgeschnitten und in 5% neutralisiertem Formol konserviert und aufbewahrt. Da die abgetöteten *Tetrakentron*-Individuen sich in der Fixierungsflüssigkeit von ihrem Substrat ablösen, dürfen Konservierungsgefäß und Konservierungsflüssigkeit nicht gewechselt werden. Von unzugänglichen Stellen, Felsvorsprüngen oder Hausdächern kann man sich das Moos mit einer „Moosangel" verschaffen, die auf das Dach geworfen und heruntergezogen wird, wobei sie Moospolster losreißt. Die „Moosangel" besteht aus zwei in ein etwa 150 g schweres Bleiklötzchen eingegossenen Drahthaken und einem langen Strick daran. Meeressand und Schlamm, sowie die Meeres- und Süßwasseralgen werden frisch untersucht oder auch mit Formol oder Sublimat konserviert. Sehr nasse Moose, z. B. *Sphagnum*, können an der Fundstelle, etwa über einer Emailleschüssel, ausgedrückt und ausgespült werden. Der Bodensatz der Ausschwemmungsflüssigkeit wird in einem Glas frisch oder mit Formol oder Sublimat fixiert mitgeführt. Bei mäßig feuchten Moosen, Flechten und Phanerogamenpolstern kann eine dicke Humusunterlage an der Fundstelle abgeschnitten und zurückgelassen werden; sehr zarte Pflanzenüberzüge beläßt man auf ihren Substraten, einer dünnen Humusschicht, einem Rindenstück oder einem Stein. Werden die Moose, etwa auf Reisen und Expeditionen, nicht spätestens 2—3 Tage nach dem Einsammeln untersucht, so müssen sie an der Luft getrocknet werden. Die lufttrockenen Moose können, vor Staub, Schimmel und Chemikalienausdünstungen geschützt, bis zur Durcharbeitung trocken aufbewahrt werden, etwa in Briefumschlägen eingeschlossen, auf denen die Fundnotizen vermerkt werden können.

Zur Untersuchung eines Mooses auf Tardigraden werden 1—2 ccm große Moosbüschel (je erdiger das Moos, desto kleiner die Probe) in

einer mit Leitungswasser gefüllten (für Meeresformen: Meerwasser) Uhrschale gründlich ausgewaschen. Von einer etwa den Boden der Schale dicht bedeckenden Sand- oder Erdschicht kann durch Umschwenken und Abgießen der leichtere, die Tiere enthaltende Inhalt getrennt werden. Alle in der Literatur als hyalin bezeichneten *Macrobiotus*- und *Hypsibius*-Arten sehen in auffallendem Licht leuchtend weiß aus und werden deshalb mit Lupe oder Mikroskop am besten bei senkrecht gestelltem, also ausgeschaltetem Spiegel gesucht, da sie sich dann hell von den mitausgewaschenen Moos- und Detritusteilchen abheben. Auch die glatten, in die Cuticula abgelegten Eier, die bei einigen Macrobioten und den meisten Hypsibien vorkommen, sehen in auffallendem Licht glänzend weiß aus. Für die stärker pigmentierten Species, die meisten Echiniscen, *Hypsibius oberhaeuseri*, *Milnesium* und andere, ist durchfallendes Licht vorzuziehen. Für den Anfänger, dem es schwer fällt, die eingetrockneten Tiere zu erkennen, empfiehlt es sich, die Probemenge seines getrockneten Mooses 1—2 Stunden vor der Untersuchung anzufeuchten, damit er lebenstätige Tiere und nicht Tönnchenstadien zwischen den Moos- und Detritusteilchen auszusuchen hat. Das Aussuchen der Tiere aus der Uhrschale geschieht mittels einer Capillarpipette[1]) bei 20—50facher Vergrößerung (je größer die Übung, desto kleiner die benötigte Vergrößerung) unter dem Mikroskop oder der binokularen Präparierlupe.

Unbedingt jeder Präparation vorangehen sollte die Lebendbeobachtung, für die Tiere mit möglichst leerem Darm und solche mit nicht zu zahlreichen und nicht zu dicht mit Nährstoffen beladenen Speicherzellen empfehlenswert sind. Um Tardigraden in den für die Betrachtung der inneren Organe besonders günstigen asphyktischen Zustand zu versetzen, kann man sie einfacher als mit den früher angegebenen Methoden (27, p. 332; 49, p. 106, 118; 109, p. 490; 3, p. 260) mit möglichst viel Wasser in einen $^1/_2$ mm hohen Deckglaskitt- oder Wachsrahmen bringen, der auf einen Objektträger geklebt ist. Man bedeckt Objekt und Rahmen mit einem Deckglas, zieht einen Wachs- oder Kittrand herum und läßt die Tiere zweimal 24 Stunden lang stehen. Nach den ersten 24 Stunden haben die Tiere meist die Tönnchenform angenommen (vgl. S. 205), nach den zweiten sind sie gut gestreckt, asphyktisch, und je nach ihrem Ernährungszustand mehr oder weniger durchsichtig. Mehrere Tage lang, aber meist nicht über 5, kann man sie in dieser mikroskopfertigen Unterbringung untersuchen, ohne daß die Absperrung vom Sauerstoff ihr Wiederaufleben bei späterer Entfernung des Deckglases gefährdet. Echiniscen, die man in der Uhr-

[1]) Zum Aussuchen trockener Tönnchen aus zerkrümeltem Moos verwendet man einen Strahl aus der steifen Fahne einer Vogelfeder, der mit Siegellack an einen Glasstab befestigt wird (163, p. 61).

schale fast, nicht vollkommen, austrocknen läßt, strecken sich nach etwa 2 Tagen.

Für die Determination der Tardigraden braucht man mindestens 300fache und oft noch bedeutend stärkere Vergrößerungen; für Determinationszwecke ausreichende Dauerpräparate ganzer, ungefärbter Tiere stellt man, von asphyktischen Tieren ausgehend, in folgender Weise her: die mit möglichst wenig Wasser auf den Objektträger gebrachten Tiere oder Eier werden mit einem Tropfen neutralisierten (Stilette $CaCO_3$!) Formols 2—4% (die käufliche Lösung 1 : 10 bis 1 : 20 mit Aqua dest. verdünnt) fixiert. Dann legt man ein Deckglas auf, trocknet dessen Rand sorgfältig und umzieht ihn mit einem Lack- oder Deckglaskittrahmen. Geht man von aktiv lebenstätigen Tieren aus, so bewahrt man diese zur Vermeidung der bei Formolfixierung dann oft auftretenden Schrumpfungen in Wasser unter umrandetem Deckglas, also vom O_2 der Luft abgesperrt, auf, bis sie nach 24 bis 48 Stunden asphyktisch und gut gestreckt sind. Dann sticht man den Kittrand an zwei einander gegenüberliegenden Stellen auf, saugt die genannte Formollösung durch und schließt darauf den Rand wieder. Man kann auch einen Wachsring verwenden, den man mit Canadabalsam bzw. Dammarharz überzieht. *Batillipes mirus*, den man nur mit einigen Sandkörnchen auf den Objektträger bringen kann, klebt nach der Fixierung, wie vorher, auf seinem Substrat fest, daher müssen fixierte Tiere mit einer feinen Nadel losgelöst werden. Auch kommen gerade bei *Batillipes* unmittelbar beim Zufügen des Formols oft Kontraktionen vor, nach kurzer Zeit aber strecken sich die meisten Tiere spontan, woraufhin man ein Deckglas auflegt. Nach anderen methodischen Angaben wird von den auf den Objektträger gebrachten Tardigraden etwas Wasser abgesaugt, dann unter dem Mikroskop festgestellt, daß die Tiere gestreckt sind und der Objektträger schnell über die Bunsenflamme gebracht (116, p. 157—158). Diese Methode eignet sich nicht für anatomische, dagegen gut für Determinationspräparate. Bei Behandlung mit 2% Essigsäure (148, p. 57; 178, p. 12) oder 2% Kaliumacetat (56, p. 6) wird Streckung zwar stets erreicht, aber Fixierungsmittel sind die genannten Flüssigkeiten nicht. Man muß vielmehr, wie übrigens auch bei der Hitzefixierung, mit Aqua dest. auswaschen und die mit Essigsäure oder Kaliumacetat getöteten Tiere in neutralisiertem Formol fixieren. Auf die Gewebe wirkt nach meinen Erfahrungen die Essigsäure quellend und schädigend, die Methode eignet sich also nur zur Erhaltung des Habitus und der Hartteile, freilich werden die Stilette von Essigsäure und Kaliumacetat angegriffen. Stark pigmentierte Eutardigraden, wie auch Echiniscen hellte Heinis mit stark verdünnter KOH oder NaOH auf (56, p. 6). Neben der oben geschilderten Methode, die Tiere in dem Fixierungsformol einzuschließen, werden noch Arsenglycerin (148, p. 57), Glycerin-Alkohol (178, p. 12;

56, p. 6) oder ein Gemisch von Alkohol 70% (90 Teile), Glycerin 8 Teile und Essigsäure 2 Teile angegeben (116, p. 158). Das letzte Verfahren ist nächst der Formolmethode zum Einschluß ungefärbter Totalpräparate wohl das beste, aber zu weit gehende Aufhellung kommt auch dabei vor. Das Gleiche gilt von venetianischem Terpentin als Einschlußmittel, bei dem die Festigkeit des Präparates einen Vorteil, die sehr leicht auftretende Schrumpfung einen Nachteil bedeutet. Um diesen letzten zu vermeiden, sind möglichst viele Zwischenstufen in der Alkoholreihe erforderlich.

Einige Vitalfärbungen zur Untersuchung der p_H in den verschiedenen Abschnitten des Verdauungstractus der Tardigraden sind oben genannt worden (vgl. S. 146); zur Markierung einzelner Individuen ist Neutralrotfärbung empfehlenswert, aber Differenzierungen der inneren Organisation werden damit nicht erkennbar. Die vitale Methylenblaufärbung, die Lance (70, p. 27f.) so sehr rühmt, hat mir in eigenen Versuchen nie eine elektive Nervenfärbung ergeben, sondern es wurden Muskel- und Nervenfasern gefärbt. Beim Durchwandern der Färbung durch den Tardigradenkörper ist es nicht leicht, die für einzelne Fasern sehr schönen Momentbilder der Färbung miteinander zu kombinieren. Die Seltenheit der Muskel- und Nervenzellenkerne und die wie eine Nervenfaser dünne, sich färbende Sarcoplasmaschicht der Muskelfaser erschweren die Entscheidung, ob man in einem bestimmten Stadium Muskel- oder Nervenfasern gefärbt vor sich hat, und dementsprechend erfordern auch Lance's Resultate noch eine Nachuntersuchung, bei der die Methylenblaumethode kritisch angewendet werden mag.

Als Färbemittel für ganze Tiere eignen sich Hämalaun nach Mayer und Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, weniger die übrigen Hämatoxyline unverdünnt oder verdünnt und angesäuert, gar nicht die Carmine. Zur anatomischen Totaluntersuchung färbt man zweckmäßig ganze Tiere mit Hämalaun, und zwar möglichst nur so intensiv, daß man nachträgliche Differenzierung vermeiden kann. Man betrachtet die Tiere dann in Wasser, wobei ganz langsames, tropfenweises Zusetzen von verdünntem Glycerin aufhellend wirkt. Die Färbbarkeit ist individuell sehr verschieden, sodaß bei jedem Tier einzeln der richtige Grad der Färbung und der etwa notwendigen Differenzierung abgepaßt werden muß. Auch dann noch ist ein ungeschrumpftes, gut gefärbtes Totalpräparat gewissermaßen Zufallssache. Das Eindringen der Färbung und die Durchführung ohne Schrumpfung werden erleichtert durch Anstechen der fixierten Tiere mit der Mikronadel, am besten in der organarmen Körpermitte. Besonders für die dick cuticularisierten Echiniscen und Milnesien ist dieses Verfahren nötig. Gefärbte Tiere werden über Nelkenöl (vgl. S. 266) in Dammarharz gebracht.

Wie für Totalpräparate, ist es auch für histologische Zwecke leicht, ausgestreckt fixierte Tiere bei Anwendung der üblichen Fixierungs-

gemische zu bekommen. Empfehlenswert sind namentlich Sublimatalkohol mit Eisessig zur Auflösung der kalkigen Elemente des Buccalapparates, ferner vom Rath's Gemisch (Pikrinsäure-Sublimat-Eisessig), Boveri's Pikrinessigsäure oder am einfachsten für die Weiterbehandlung und daher am besten neutralisiertes Formol 4%. Für andere Fixierungsmethoden vgl. die Spezialliteratur: 3, p. 260; 5, p. 58; 6, p. 638. Nach Carnoy-Fixierung erschweren die Diffusionsströme, die die Tiere herumwirbeln, die Weiterarbeit. Für Schnitte kann man Eutardigraden in 70% Alkohol mit Eosin vorfärben, sicherer wirkt die Vorfärbung jeder zu schneidenden Tardigradenart mit Hämalaun, und zwar wird überfärbt. Dann wird in kleiner Uhrschale gewässert und dem Wasser der Alkohol tropfenweise zugesetzt, bis keine Schlieren mehr entstehen. Der Alc. absol. wird mehrfach gewechselt und dann sehr vorsichtig Nelkenöl unterschichtet. Nach einigen Stunden (3—5) läßt man einen Spalt zwischen Deckel und Uhrglas offen, damit der Alkohol verdunsten kann. Meist ist er bei gewöhnlicher Zimmertemperatur nach 24 Stunden heraus, als Probe dafür ist ein Tropfen Nelkenöl vorsichtig zuzusetzen; entstehen Schlieren, so muß noch gewartet werden. Andernfalls werden auf einem paraffinüberzogenen Objektträger Nelkenöl-Kollodiumtropfen zurechtgemacht. In jeden Tropfen überträgt man je ein Tier mit der Capillarpipette oder Mikronadel. In dem Tropfen wird das Objekt mit der Mikronadel in der gewünschten Richtung orientiert. Sobald die Tropfen ein Oberflächenhäutchen gebildet haben, legt man den Objektträger mit den Tropfen in Chloroform, dem etwas pulverisiertes Methylenblau zugesetzt ist. Im Chloroform lösen sich die Tropfen vom Objektträger und werden hart. Man erhält mit der beschriebenen Methode, nach der üblichen Einbettung des Nelkenöl-Collodiumtropfens, deutlich im Paraffinblock den himmelblauen Bezirk und sieht in ihm das schwarzblaue Tier zu nochmaliger Kontrolle der Schnittrichtung. Das überschüssige Hämalaun oder Hämatoxylin wird aus den Schnitten mit salzsaurem Alkohol entfernt und eine beliebige Plasmafärbung angeschlossen. Zur Färbung der kontraktilen Substanz der Muskulatur hat Baumann Eutardigraden vorgefärbt und zwar vorvergoldet (5, p. 58). Nur die allersorgfältigste Vorbehandlung, namentlich beim Übergang vom Alc. absol. in das Nelkenöl, verbürgt ungeschrumpfte, bei 4 μ noch vollständige Serien, die für Untersuchung der Furchung und der Zellkonstanz unerläßlich sind. Die Schnitte werden auf Glimmerplatten geklebt; die getrockneten, das Paraffin noch enthaltenden Schnitte untersucht man unter dem Mikroskop und umzeichnet diejenigen, die Teile des Objektes enthalten, und zwar jeden Schnitt für sich mit einem Tuscherand, um ein lückenloses Wiederauffinden zu ermöglichen. Bei Eiern verhindert die Eischale das Eindringen jeder Farbe, nur die mütterliche Cuticula, sofern es sich um Gelege handelt, ist färbbar. Bei Schnitten durch Eier ist daher auch

die Kernfärbung am Schnitt vorzunehmen. Sie gelingt mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN oder mit Hämalaun leicht. Sollen Gelege und Tiere unorientiert in größerer Anzahl gleichzeitig geschnitten werden, so bettet man in kleinsten Einnehmekapseln aus Gelatine ein (nach P. MAYER, Zoomikrotechnik 1920, p. 167). Es ist aber die Rekonstruktion der Entwicklungsstadien aus derartigen unorientierten Massen schwierig, sodaß diese Methode nur für das Schneiden ganzer Tiere und auch da nur für den Kenner der Tardigradenhistologie zur schnellen Verwertung eines gelegentlichen Massenfundes in Frage kommt. Gefärbte Schnitte werden in Dammarharz eingeschlossen.

Haltung und Züchtung der Tardigraden stehen erst in den Anfängen und bedürfen noch der langwierigen Arbeit der Spezialisten.[1]) Die Hauptschwierigkeit, die für Meeres- wie Moosformen in gleicher Weise gilt, liegt in der für die optische Erreichbarkeit der Tiere in den Kulturen notwendigen Herabsetzung der normalen Dichtigkeit des Mediums und der engen Gebundenheit aller Tardigraden an diese Dichtigkeit. Halten kann man auch im Binnenlande die Meeresformen *Batillipes mirus* und *Echiniscoides sigismundi*. Der erste, der keine Trockenheit verträgt, muß in Sand mit Meerwasser versandt werden. In 50 ccm-Gläsern, die etwa $^1/_3$ Sand und $^2/_3$ Wasser enthielten, haben die Tiere einen dreitägigen Transport ohne besondere O_2-Beigabe überstanden (76, p. 522). *Echiniscoides*, der etwa 10 Tage lang Trockenheit aushält, kann in *Enteromorpha*, die 2 Tage lang an der Fundstelle getrocknet worden ist, verschickt werden. In zugedeckten Glasdosen von etwa 10 cm Durchmesser kann *Batillipes* in einer etwa 6 mm hohen Sandschicht und *Echiniscoides* ohne Sand, nur in den Algen, gehalten werden. *Batillipes* vermehrte sich in den Monaten Juni und Juli in den Gefäßen erheblich und hielt sich 4 Monate lang; *Echiniscoides* vermehrte sich in den ersten 2 Monaten, und lebende Tiere hielten 1 Jahr lang aus. Bei *Batillipes* sind die Nahrungsalgen, Diatomeen, in den Haltungsgefäßen sichtlich gediehen; der Grund des Zurückgehens der Tardigraden ist mir nicht bekannt. Bei *Echiniscoides* wäre sicher eine noch längere Haltung der Tiere möglich gewesen, wenn die *Enteromorpha* nicht allmählich eingegangen wäre. Da offenbar die Trocknung den Algen schädlich gewesen ist, erscheint es ratsam, in Zukunft nasse *Enteromorpha* unter Beigabe von O_2 aus einer Sauerstoffbombe zu versenden. Um aber die Tiere bei Nahrungsaufnahme, Häutung, Copulation, Eiablage und anderen Verrichtungen beobachten zu können, muß man sie aus ihrem Medium herauswaschen, um sie optisch zu isolieren. Unter diesen ganz unnatürlichen Bedingungen setzen *Batillipes* und *Echiniscoides* nur eine begonnene Häutung und Defäkation fort.

[1]) Dissertationsthemen, bei denen von Dauerkulturen der Moosformen, womöglich solchen mit kontrollierbarer Fortpflanzung, ausgegangen werden muß, dürften vorläufig kaum zu empfehlen sein.

Die gesamte Physiologie der Fortpflanzung konnte nicht gesehen werden, und alle an die Beobachtung des Einzelindividuums geknüpften Fragen, wie Wachstumstempo, Zahl der Häutungen, Eintritt der Geschlechtsreife und Lebensalter, sind noch nicht gelöst. Besonders schwierig wird es sein, diesen Dingen bei *Batillipes* nachzugehen. Diese Art braucht, wenn sie nicht innerhalb weniger Stunden durch anhaftenden Detritus fast bewegungsunfähig und optisch unbrauchbar werden soll (vgl. S. 220), so viel Sand, daß sie optisch nur gelegentlich erreichbar ist. Das große O_2-Bedürfnis, die erhebliche positive Thigmotaxis, die Art, auf Wasserströmung mit Sistierung der Bewegung zu reagieren, schließlich auch ein in seinen Ursachen nicht geklärtes, für die Tiere letales Herauslaufen aus dem Wasser des Untersuchungsgefäßes haben bisher bei *Batillipes* eine auch nur für kurze Zeit kontrollierbare Haltung unmöglich gemacht (76, p. 522f.).

Die stenohygren hygrophilen Eutardigraden des Süßwassers sind für eine derartige Haltung am besten geeignet. Man kann sie nicht nur in größeren Aquarien mit ihren Algen aufbewahren (186, p. 470), sondern auch in Uhrschalen zwischen den Algen beobachten (130, p. 269). Freilich sind auch bei diesen Arten nur einzelne Lebensvorgänge zu sehen, namentlich wenn man in den Monaten massenhaften Auftretens (vgl. S. 239) gleichzeitig eine große Menge von Individuen zur Verfügung hat. Der gesamte Lebenscyclus der Tiere, der nur bei Einzelhaltung bestimmter Individuen vom Augenblick des Ausschlüpfens aus dem Ei über die Jugendperiode, durch die Zeiten der Geschlechtsreife, Copulation, Eiablagen bis zum Alterstod erforscht werden könnte, ist auch für die Süßwassertardigraden noch nicht bekannt. Zur Feststellung der Zahl der Häutungen in den einzelnen Lebensabschnitten, der Zahl der Eiablagen, einer etwaigen parthenogenetischen Fortpflanzung, der Bedeutung der Trockenperioden als Stimulation, der Zahl der Trockenperioden, die ein Individuum in den verschiedenen Altersstufen überleben kann, des Vorkommens von Kreuzungen verschiedener, heute als getrennte Arten aufgefaßter, aber durch Übergänge miteinander verbundener Formen und zur Lösung vieler anderer Probleme sind individuelle Zuchten nötig, bei denen das Leben eines jeden angesetzten Tieres vom abgelegten Ei an protokolliert ist.

Meine Vorarbeiten zu einer derartigen Einzelhaltung haben bis jetzt als Resultat ergeben, daß erwachsen in Kulturen eingesetzte *Macrobiotus harmsworthi*-Individuen 16 Monate lang aktiv lebenstätig gehalten werden konnten. Im 13. Monat waren diese Tiere 3 Wochen lang eingefroren und sind jetzt, am Ende ihres 16. Haltungsmonates, noch aktiv lebenstätig. Ferner ist es gelungen, von im Mai 1928 geschlüpften *Hypsibius convergens*-Individuen Ende Januar 1929 Gelege zu erhalten. Aber diese Ergebnisse sind in Kulturen erzielt worden, die zwar nach Lebensaltern getrennt und zum Teil mit Neutralrot

individuell markiert worden waren, aber jeweils eine größere Individuenzahl desselben Alters umfaßten, so daß viele Einzelheiten, so auch die Sex-ratio, unkontrolliert geblieben sind. Diese Kulturen wurden, nachdem Versuche mit Torfagar fehlgeschlagen waren, in zugedeckten, kleinen Uhrschalen angesetzt. Die Schalen wurden zwischen nach Norden gerichteten Doppelfenstern auf hängenden Brettern, wie sie zur Cacteenhaltung üblich sind, aufgestellt. In den Uhrschalen wurden die Tiere mit kurzen Moosstückchen, die eben von Wasser bedeckt waren, gehalten. Das zu verwendende Moos muß gut ausgewaschen werden, damit man nicht Rhizopoden oder Nematoden als Tardigradenfeinde oder unprotokollierte Tardigraden, vielleicht ♂♂ in Kulturen, die über Parthenogenese Aufschluß geben sollen, einschleppt. Die Moosblätter und -stämmchen wachsen in den Kulturen aus und bilden von den Tardigraden als Nahrung angenommene zarte Blätter. Das Moos ist am besten das des Fundortes. Das verwendete Wasser wird durch Ausdrücken dieses Mooses gewonnen, jedoch sind auch bei späterem Nachfüllen alten, rhizopodenfreien Aquarienwassers Schädigungen nicht zu bemerken. Die Uhrschalen können durch aufgeklebte Papierstreifen etwa zur Hälfte abgedunkelt werden. Die Beigabe von Detritus, dessen Menge begrenzt ist durch Erhaltung der optischen Erreichbarkeit der Tiere, hat den Zweck, die Ansiedelung kleiner Algen als Futter und O_2-Erzeuger zu befördern und den Tieren die Fortbewegung auch außerhalb der Moospflanzen etwas zu erleichtern. Bei jeder Untersuchung der Tiere auf Ernährungszustand, Eier und ähnliches müssen die auf dem Moos sitzenden Exemplare mit der Capillarpipette von dort abgeschwemmt werden, worin ein zwar unvermeidlicher, aber die natürlichen Lebensvorgänge der Tiere störender Eingriff liegt. Während Echiniscen und Milnesien in derartigen Kulturen maximal 12 Wochen aushielten, lebten *Macrobiotus hufelandii*, *M. furciger* und *Hypsibius oberhaeuseri* 8 Monate lang, *Hypsibius convergens* 10 Monate lang, und zwar waren es schließlich noch etwa 30% der eingesetzten Tiere. Die meisten zeigten nach dieser Zeit Alterserscheinungen und waren nach 3 weiteren Wochen tot, während die *Hypsibius convergens*-Individuen in ihrem 10. Lebensmonat und die 2 von 20 erwachsen eingesetzten im 16. Haltungsmonat überlebenden *Macrobiotus harmsworthi*-Stücke nicht senil sind.

Die Schwierigkeiten, aus den Eiern, welche trächtig eingebrachte ♀♀ in den ersten Wochen ihrer Gefangenschaft ablegen, die Jungtiere bis zur eigenen Eiablage groß zu ziehen, liegen wahrscheinlich in der ungenügenden Dichtigkeit der Nahrung in den Kulturen. Für die etwa 100 μ großen Jungtiere ist die im Kulturgefäß befindliche Nahrung mehrmals so weitläufig verteilt, wie für die Erwachsenen. Nur *Batillipes* und vielleicht *Tetrakentron*, das auf die Mundtentakel von *Synapta* zurückkriechen soll, wenn es nach anfänglicher Entfernung von seinem

Wohnort wieder mit diesem in Berührung kommt (vgl. S. 150), suchen ihre Nahrung. Alle anderen Formen leben inmitten ihrer Futterpflanzen und vermögen nicht in einer Kultur, in der die natürliche Dichte des Futters herabgesetzt sein muß, damit man die Tiere sehen kann, eine für ihre normalen Lebensfunktionen ausreichende Futtermenge aufzufinden. Man kann den Glasboden der Urschalen durch einen Zelloidinbelag rauh machen und damit die Ansiedelung von Algen wesentlich begünstigen, wodurch Tieren, die von ihrem Moosblatt heruntergefallen sind, Futter geboten und die Lokomotion erleichtert wird, aber mit zunehmendem Algenbelag vermindert sich schnell die Sichtigkeit und aus der Beobachtungskultur wird die Haltungskultur.

Die Haltungskultur macht den Untersucher von der Launenhaftigkeit der Sammelresultate (vgl. S. 255) unabhängig und gibt ihm die Möglichkeit, jederzeit über lebende Tiere und meist auch Eier zu verfügen. Da man bei einer solchen Kultur auf jede Kontrolle des Verhaltens der Tiere verzichten muß, kann man möglichst natürliche Bedingungen herstellen. Man wäscht aus einem Moos, das man nach Stichproben als reichlich mit Tardigraden besetzt erkannt hat, sorgfältig alle tierischen Bewohner aus. Dann sucht man die Tardigraden aus und schüttet sie mit wenig Wasser auf das von allen anderen Tieren freie Polster. In einem geschlossenen Pulverglas hält sich das Moos jahrelang sehr gut, und man hat lediglich dafür zu sorgen, daß der Deckel des Glases nicht den Pflanzen aufliegt, sondern ein freier Raum zwischen Moos und Deckel bleibt. Um dieser Vorratskultur einzelne oder mehrere Tiere zu entnehmen, schwenkt man das ganze Moosbüschel in einer wassergefüllten Uhrschale leicht oder etwas stärker aus.

VII. Geschichte der Tardigradenforschung

Als erster berichtet von dem „kleinen Wasserbären" der Quedlinburger Pfarrer Joh. Aug. Ephr. Goeze (47), ein Bruder des Hamburger Hauptpastors, der durch seinen Streit mit Lessing bekannt geworden ist. Seine Exemplare hatte er zwischen *Lemna* in stehendem Wasser gefunden, und zwar handelt es sich, da er drei Krallen angibt, um einen *Hypsibius*, denn gerade bei den Arten dieses Genus ist der Nebenast der inneren oder vorderen Kralle so schwer am lebenden Tier zu sehen, daß es leicht für dreikrallig gehalten werden kann. Goeze hat den Wasserbären selten, und zwar nur im Winter gefunden, er beschreibt die Zahl der Beine und die äußere Morphologie zutreffend und schildert die Unbehilflichkeit des Tieres, auch wenn es an ein zum Festklammern geeignetes Substrat gerät. Die cuticularen Falten nennt er Einschnitte und vermutet Luftröhren in ihnen; Sektionsversuche erbrachten ihm nur hervorquellende, kleine Körner, wahrscheinlich die Speicherzellen. Die in der abgestreiften mütterlichen Cuticula

gefundenen Gelege hält er für tote Tiere und vergleicht, da er die Jungtiere erkennt, die Fortpflanzung des Wasserbären mit der des Kugeltieres (*Volvox*). Seine Abbildung läßt den allgemeinen Habitus und die Stellung der Extremitäten erkennen, Kopfform, Körperbedeckung und Krallengröße betonen etwas zu stark das Bärenhafte. Unabhängig von Goeze beschreibt Corti aus Dachrinnensand eine kleine Raupe (brucolino), die, trotzdem eine Abbildung fehlt, zweifellos ein Tardigrade ist (19, p. 97). Er berichtet über die Fähigkeit des Tieres, nach Eintrocknung wieder aufzuleben und entdeckt damit für die Tardigraden die Anabiose, deren Literatur für Rotatorien und Nematoden bis auf Leeuwenhoek (1701) oder Henry Power (1664) zurückgeht.[1]) Aus Süßwasseralgen stammt der von Eichhorn (39) gefundene, offenbar in Anlehnung an Goeze als Wasser-Bär bezeichnete Tardigrade. Eichhorn gibt an, ihn am 10. Juni 1767 gesehen zu haben, seine Beschreibung ist sehr knapp und enthält nichts Neues; in der Abbildung zeichnet er ein laterales Beinpaar zu viel. Spallanzani (180) hat das von ihm „il tardigrado" benannte Tier im Sand der Dächer gefunden und behandelt ausführlich die Erscheinung des Wiederauflebens nach dem Tode, wie er die Anabiose nennt. Er gibt die erste Abbildung der Tönnchenform des eingetrockneten Tieres, betont, daß Rotatorien und Tardigraden nicht beliebig oft eintrocknen und wiedererwachen können, und daß nur allmähliches Eintrocknen im Sand ohne Schädigung verläuft. Diese Angabe, die noch Preyer (110, p. 289) für unrichtig hielt, und die erst Baumann (7, p. 512ff., 526ff.) endgültig bestätigt hat, blieb von vielen Nachuntersuchern unbeachtet. Sie ließen ihre Objekte in reinem Wasser auf Glas eintrocknen und stützten mit den Ergebnissen solcher Versuche die Meinung der Antiresurrektionisten. Spallanzani hat schon die Grenzen der Lebensfähigkeit der Tardigraden bei Einwirkung hoher Temperaturen und Giftstoffe, sowie ihre Widerstandsfähigkeit gegen Kälte erkannt; er schildert ihre Bewegungsweise, vermutet Magen und Schlundkopf an der richtigen Stelle und versucht, freilich vergeblich, die Tiere zu züchten. Das letzte Beinpaar beschreibt er als vier bekrallte Fäden; auch seine Abbildungen, bei denen er auf einen Zeichner angewiesen war, stehen nicht auf der Höhe seiner physiologischen Entdeckungen. Soweit Vermutungen über die Genus- und Specieszugehörigkeit des vielleicht oft aus mehreren Arten bestehenden Materials dieser älteren Untersucher überhaupt einen Sinn haben, möchte ich mit Doyère (27, p. 272, 283) Spallanzani's Tiere für Milnesien, nicht für Macrobioten (50, p. 106) halten. Dafür sprechen der längliche Schlundkopf und das nur bei *Milnesium* auftretende Übergangsstadium zur Tönnchenform (vgl. Fig. 124, S. 183), das Spallanzani's Figur 7, Tab. 4 entspricht. Bei

[1]) Literatur über die ältere Anabioseforschung geben Preyer (110, p. 281ff.) und Lance (70, p. 97ff.).

Beschreibung der Froschentwicklung erwähnt Goeze, daß er vielfach Wasserbären in dem gelben Ockerschleim, der die Froschlaichgewässer bedeckt, gefunden habe, wie das unseren Kenntnissen vom Vorkommen der Tardigraden zwischen den an sonnigen Frühjahrstagen durch lebhafte O_2-Entwicklung vom Grunde der Gewässer aufsteigenden Diatomeen- und Oscillarienfilzen entspricht. Ganz hervorragende Beobachtungen und Abbildungen lebender Tardigraden veröffentlichte O. F. Müller (83). Er berichtigt Eichhorn's Angabe der zehn Beine, erkennt in den „Einschnitten" Goeze's cuticulare Falten, gibt eine genaue Beschreibung der Morphologie und entdeckt die Eier im Tier, wie die Eiablage in die gehäutete Cuticula. Was er als Männchen bezeichnet, sind vermutlich Stücke mit kleinen Speicherzellen, die er im Gegensatz zu den großen Eiern ablagereifer Weibchen für Hoden hielt. Er bezeichnet die Tiere als Pflanzenfresser und schildert treffend ihre Unbehilflichkeit, wie das Fehlen erkennbarer Reaktionen auf äußere Reize: „Der kleine Bär ist ein schwerfälliges, kaltblütiges und sanftes Thierchen, er lässet die Mitbewohner seines Tropfens mit gleicher Gleichgültigkeit als der Löwe das Hündgen um und an sich fahren." Müller versuchte als erster, die Tardigraden in das System der Tiere einzuordnen, er stellt sie zu den Milben, und die von ihm gewählte Bezeichnung seines Materials als *Acarus ursellus*, die erste binäre Benennung einer Tardigradenspecies, ist in Linné's Systema naturae[1]) übergegangen. Meines Erachtens paßt die Kennzeichnung des *Acarus ursellus* zu jedem im Süßwasser vorkommenden *Hypsibius* mit glatten, in die Cuticula abgelegten Eiern, jedoch nimmt della Valle neuerdings den alten Speciesnamen für *Hypsibius dujardini* (Doy.) als prioritätsberechtigte Bezeichnung auf (26, p. 12—17). Während Senebier (179, p. 41—42) das Faulthierchen (le Tardigrade) unter den Tieren aufzählt, die den Tod leiden und mehrmals wieder auferstehen können, bestreitet Schrank (168), offenbar auf Grund von Versuchen, bei denen die Tiere sich im verdunstenden Wassertropfen ohne Sand befanden, diese Fähigkeit bei seinem *Arctiscon tardigradum*. „Die Naturgeschichte bedarf der angeblichen Wunder nicht, sie hat der wahren genug." Das *Arctiscon tardigradum* stellt Schrank zu den flügellosen Insekten zwischen „Thierfloh" (*Pulex*) und Milbe (*Acarus*). Müller erwähnt er nicht, führt dagegen Eichhorn's „Wasser-Bär" und Spallanzani's „Tardigrado" als Synonyma seiner Art auf, die er freilich als zweikrallig und mit zwei kurzen Fühlern versehen beschreibt. Man könnte daraus auf die langen Hauptäste von *Milnesium*, bei dem die Steighaken mit schwächeren Vergrößerungen kaum erkennbar sind, und auf die Mundzipfel dieser Form schließen; auch paßt die Kennzeichnung „durchsichtig", wie hier im Gegensatz

[1]) Linné, C. v., Systema naturae, ed. 13 (J. F. Gmelin), vol. 1, pars 5, p. 2924, Lipsiae [1790 — fide C. Apstein, Zool. Anz., vol. 47, nr. 1 (1916), p. 32].

zu Doyère (27, p. 290) betont sei, auf manche Exemplare von *Milnesium* recht gut. Da aber Schrank's Art nicht abgebildet und in dem für *Milnesium* nicht gerade typischen Biotop, verkrautete Gräben mit wenig Wasser, gefunden worden ist, bleibt die Identifizierung des *Arctiscon tardigradum* unsicher. Auch Dutrochet faßt die Tardigraden als Insekten auf und spricht von sechs dreigliederigen, mit je zwe Krallen versehenen Beinen (32, p. 381); in dem letzten Beinpaar sieht er zwei gegabelte, das heißt mit je zwei Krallen versehene Anhänge des Hinterendes. Er beschreibt die Einfaltbarkeit der beiden äußeren Beinabschnitte in den am Rumpf ansitzenden und schließt sich Spallanzani bezüglich der Fähigkeit des Wiederauflebens der Tiere an. Seine Abbildung ist ein deutliches *Milnesium* mit den Mundzipfeln ohne letztes Beinpaar und mit drei Paar Arthropodenbeinen; das Material stammt aus Dachrinnensand. In einer viel späteren Zusammenfassung (33, p. 483) meint Dutrochet, daß die Tardigraden vielleicht Milbenlarven sind. Auf Müller zurück geht die Darstellung Bosc's (13), der die Gestalt der Tardigraden meerschweinchenähnlich nennt, was namentlich für Hypsibien sehr passend erscheint. Die Tiere haben acht Beine mit je drei Krallen; die Notiz, daß der Körper voller Eier sei, ist vielleicht zum Teil auf die Speicherzellen zu beziehen. Nitzsch (103) bestreitet Schrank's Angaben über Fühler und zwei Krallen, da ihm offenbar nicht *Milnesium*, sondern wahrscheinlich ein *Hypsibius* vorlag, und nennt die Extremitäten „dreiborstig". Die Tiere sind nach ihm Milben oder Junge von *Cyclops*: „. . . die von Müller abgebildeten sogenannten Nauplii rechtfertigen diese Vermutung, wenigstens insofern der Mangel völliger Übereinstimmung durch Verschiedenheit der Art oder des Alters erklärt werden könnte." Zunächst nur auf ein im Moos gefundenes Exemplar gründet sich die Beschreibung Blainville's (11, p. 106). Er meint, im Kopf der Tiere Mandibeln — vielleicht sind die Stilette gemeint — gefunden zu haben; er hält die Tardigraden für Larven (12, p. 256), namentlich, da er keine Fortpflanzung gesehen hat. Seine weitere Vermutung, es seien Käferlarven, ist vielleicht durch die habituelle Ähnlichkeit auf der Seite liegender Macrobioten und Hypsibien mit den Engerlingen coprophager Lamellicornia, etwa Aphodien, bedingt.

Nach Text und Abbildungen ist nächst Müller's und Dujardin's Abhandlung die Beschreibung des *Macrobiotus hufelandii* durch C. A. S. Schultze (170) wohl die wichtigste Veröffentlichung aus dem ersten Abschnitt der Tardigradenforschung, wie ich die Zeit von 1773 bis 1840 bezeichnen möchte. C. A. S. Schultze hat als erster die vier Krallen erkannt und gut abgebildet (170, Fig. 4); er beschreibt die einzelnen Teile des Verdauungstractus, die er allerdings nicht richtig deutet, schildert die Lage des Ovars und als erster die mit Ausschüssen versehenen Eier. Er findet die Tönnchenform austrocknender Tardi-

graden, wie sie Spallanzani entdeckt hatte, wieder, spricht aber nicht mehr wie jener von einem Wiederaufleben nach dem Tode, sondern von Wiedererwachen. Wohl ist nach C. A. S. Schultze der Trockenschlaf dem Tode sehr ähnlich, aber da das Tier mehrere Jahre hindurch die Fähigkeit des Wiedererwachens behält, nennt er die Anabiose einen Zustand herabgesetzter Lebenstätigkeit. Er betont ausdrücklich gegenüber Ehrenberg die Richtigkeit seiner bei Tardigraden, Rotatorien und Nematoden angestellten Beobachtungen und stellt den Trockenschlaf in Gegensatz zu dem Winterschlaf der Säugetiere, Amphibien und Insekten und dem Austrocknungsvermögen der Phyllopodeneier. Hinsichtlich der Einordnung des *Macrobiotus* bei den Isopoden, der Zusammensetzung des Körpers aus zehn Segmenten, der Gliederung der Beine, der Circulation des Blutes in kontraktilen Gefäßen, der Ernährungsverhältnisse, des Wachstums, der Geschlechtsreife und der Lebensdauer hat spätere Forschung C. A. S. Schultze's Angaben nicht bestätigt.

Der den deutschen Naturforschern und Ärzten auf ihrer elften Versammlung (1833) vorgelegte Bericht C. A. S. Schultze's (171) enthält nichts anderes als die im vorstehenden erörterte Gratulationsschrift zum fünfzigjährigen Doktorjubiläum Chr. W. Hufeland's. Der Referent des C. A. S. Schultze'schen Berichtes fügte diesem aus einem Schreiben Ehrenberg's einige Notizen an (34). Ehrenberg hatte ein Jahr vor C. A. S. Schultze, also 1832, in der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin einen Tardigraden mündlich beschrieben, den er, ohne die Vorarbeiten anderer Forscher anzuführen, *Trionychicum ursinum* nannte und zu den Lernaeiden stellte. Die Identifizierung dieser Art ist ganz unmöglich, der „stumpf zugespitzte, kurze Rüssel" würde für *Milnesium tardigradum*, die „drei Krallen" für *Hypsibius*, das Vorkommen „frei im Schlamm" vielleicht für *H. dujardini* sprechen, wie das della Valle (26, p. 12) will. Aus der unvollkommenen Beschreibung geht nur hervor, daß es sich um einen Eutardigraden mit glatten, in die alte Cuticula abgelegten Eiern handelt. Ehrenberg, der „kein Freund von Wundern" ist (34), meint, daß die Ergebnisse der C. A. S. Schultze'schen Versuche von diesem falsch gedeutet seien, vielmehr trockneten die Tiere gar nicht vollständig ein. Geschützt durch ein schleimiges, von ihnen selbst secerniertes Medium, fressen sie innerhalb dieses Mediums, wenn auch verlangsamt, weiter und legen Eier, und was man nach 3 Jahren Trockenheit wiederbelebt, sind nicht die vor 3 Jahren eingetrockneten Tiere, sondern deren vielfache Urenkel. Schon Leeuwenhoek hatte zur Erklärung der Widerstandsfähigkeit der Rotatorien und anderer seiner Infusionstierchen gegen Trockenheit angenommen, daß die Hüllen dieser Tiere so fest seien, daß eine Austrocknung verhindert würde (70, p. 97—98). Diese Annahme war das Ergebnis seiner Experimente,

bei denen er zur Anfeuchtung trockenen Sandes auch abgekochtes Wasser verwendete, und seiner Überzeugung, daß ein vertrocknetes Tier tot ist. Da sich im Sande bei Wiederanfeuchtung lebende Tiere fanden, das Hineinkommen anderer durch Benutzung abgekochten Wassers ausgeschaltet war und Leeuwenhoek keine Generatio spontanea annahm, mußten ihm die Tiere vor Austrocknung geschützt erscheinen. Es ist interessant, zu sehen, daß von Leeuwenhoek (1703) über Ehrenberg (1834) bis zu einem modernen Lehrbuch (1922) dieselbe Ansicht zur Erklärung der Austrocknungsfähigkeit vertreten wird: „Wenn das Wasser austrocknet, bleiben die Tiere, geschützt von ihrer festen, das Eintrocknen verhindernden Chitinhaut, am Leben.“[1]) Wie in der Erörterung der Anabiose (vgl. S. 191, 198) gesagt wurde, sind tatsächlich auch heute noch, nachdem Tardigraden 20 Monate lang in flüssiger Luft gehalten und dann wieder belebt wurden, niemals trockene Tardigraden untersucht worden, sodaß im Prinzip, nicht in der mitgeteilten Fassung, Leeuwenhoek's Ansicht richtig ist. Auf die weitläufige resurrektionistische und antiresurrektionistische Literatur des 18. und 19. Jahrhunderts ist hier nicht einzugehen, aber als wichtiger Popularisator antiresurrsektionistischer Anschauungen aus der Zeit vor Ehrenberg müßte Bory de St.-Vincent wohl genannt werden, obwohl er über Tardigraden nicht gearbeitet hat. Hatte Bauer auf Grund sorgfältiger Versuche die Austrocknungsfähigkeit der *Anguillula tritici* wieder erwiesen[2]), Dugès dagegen gesehen, daß *Anguillula aceti* nicht länger, als sie feucht bleibt, außerhalb des Essigs zu leben vermag[3]), so verallgemeinert Bory de St.-Vincent diese letzten Befunde[4]) für Rädertiere und Anguilluliden, von denen seit Leeuwenhoek (1701, 1703, 1719), Needham (1743), Baker (1754), Corti (1774), Fontana (1776) und Spallanzani (1776) die Fähigkeit, Trockenperioden zu überstehen, bekannt war. Allen diesen Forschern gegenüber behauptet Bory de St.-Vincent, daß alle Tiere, die man in vorher eingetrocknetem Schlamm oder Phryganidenlarvengehäusen nach Wiederanfeuchtung findet, aus Eiern stammen, welche gleich denen der Daphniden oder anderer kleiner Entomostraken die Trockenzeit überstanden haben. In Deutschland blieb im 19. Jahrhundert bei allen den Forschern, die ein „latentes Leben“ oder ein „potentielles Leben“ oder die „Vita minima“ im Sinne

[1]) Hertwig, R., Lehrbuch der Zoologie, 13. Auflage, p. 482.

[2]) Bauer, Francis, Observations microscopiques etc., in: Ann. sc. nat., vol. 2, p. 154—167, tab. 7 u. 8. Paris 1824.

[3]) Dugès, Ant., Recherches sur l'organisation etc., in: Ann. sc. nat., vol. 9, p. 225 bis 251, tab. 47 u. 48 [Vie et mort, p. 238—240]. Paris 1826.

[4]) Bory de Saint-Vincent, J. B. M., Encyclopédie méthodique; Hist. nat. des Zoophytes ou animaux rayonnés, vol. 2, Microscopiques, Eséchielène, p. 536—537, Vibrion, p. 773—780 [Resurrection, p. 775]. Paris 1827. — Dictionn. class. d'hist. nat., vol. 12, Oscillaire, p. 457—480. Paris 1827; vol. 14, Rotifères, p. 682—386 [Resurrection, p. 683]. Paris 1828.

eines unendlich verlangsamten Stoffwechsels oder eines Stillstandes der regulären Stoffwechselvorgänge ablehnten, die Ehrenberg'sche Ansicht vorherrschend. Ihr ähnlich sind Baumann's Angaben, daß 8 Monate lang bei + 15° C und 45% relativer Luftfeuchtigkeit in Moos trocken aufbewahrte Tardigraden Wasser enthalten und ihren gewöhnlichen Stoffwechsel, wenn auch verlangsamt, auch während der Trockenperiode besitzen. Bei „lufttrockenen" Tieren ist das keineswegs unwahrscheinlich, wenn auch das Weitergehen des Stoffwechsels in der Anabiose ebensowenig bewiesen ist, wie sein Stillstand. Unsinnig dagegen ist es, wenn noch verhältnismäßig moderne Untersucher (187) nur den Eiern die Fähigkeit des Überlebens der Trockenzeit zuschreiben, denn jeder mit Moostardigraden in Sand oder Moos angestellte Versuch beweist das Vorhandensein lebender, und zwar ausgewachsener Tiere im soeben angefeuchteten Sand oder Moos. Das hatte man auch in Frankreich, wo Bory de St.-Vincent's Einfluß nachwirkte, längst erkannt und im Kreise der Forscher, die „Vita minima", latentes oder potentielles Leben ablehnten, zur Erklärung des Auftretens lebender Tiere im angefeuchteten Sand eine Urzeugung angenommen. Schon Purkinje[1]) hatte das C. A. S. Schultze's Versuchen gegenüber getan. So konnte in dem Streit, der, von Doyère's grundlegenden Experimenten ausgehend, in der Mitte des 19. Jahrhunderts in Frankreich hin und her ging, von antiresurrektionistischer Seite behauptet werden, daß die Tiere, die von den Resurrektionisten „wiederbelebt" würden, gar nicht tot gewesen seien, sondern teils aus überlebenden Eiern stammten, teils durch Generatio spontanea im angefeuchteten Sand entstünden. Die Wiederbelebung sei in jedem Falle eine Geburt.[2])

Eine gründliche, wenn auch nicht vollständige Zusammenstellung der bis 1834 vorliegenden Literatur über Tardigraden lieferte Perty (106), der auch die beschriebenen Species gegeneinander abzugrenzen versuchte und sie binär benannte. Von den bei ihm aufgeführten Namen hat sich freilich nur der von C. A. S. Schultze verwendete Gattungs- und Artname erhalten, während die auf früher beschriebene Species bezüglichen sämtlich mit später beschriebenen Arten nicht zu identifizieren sind. Perty bezeichnet die Gruppe als Xenomorphidae, eine Krebsfamilie, die zwischen Lernaeiden und Anneliden stehen und Anklänge an die Infusoria rotatoria aufweisen soll. Bezüglich der Wiedererweckung, nicht Wiederbelebung, wie er ausdrücklich unter-

[1]) Bericht über die 15. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte, Prag 1837 in: Oken's Isis für 1838, p. 594. Leipzig 1838.

[2]) Pouchet, F. A., Cosmos (Rev. encycl. hebdom. etc.), rédig. par Moigno (1859), p. 380—382; p. 426ff. Le Progrès etc. [vollständiger Titel bei Bolton, H. C., A catalogue of scientific and technical periodicals 1665—1895, 2nd edit., Washington (D. C.) 1897, nr. 3769, p. 464], vol. 3, p. 344, Paris 1859.

scheidet, schließt er sich C. A. S. Schultze an und verwendet mit Carus[1]) für den anabiotischen Zustand den Ausdruck „latentes Leben". Gegen Ehrenberg richten sich seine Worte: „. . . in der Natur ist entweder nichts oder alles wunderbar. . . . . Meistens heißt nur das Neue und Ungewöhnliche wunderbar und hört auf, diesen Namen zu führen, sobald es allgemein angenommen ist." Nichts Neues gegenüber Perty enthalten die synonymischen Bemerkungen von Nitzsch (104), während Dujardin's erste Arbeit (30) von großer Bedeutung ist. Dujardin berichtigt Schultze's Auffassung von der Gliederung des Körpers der Tardigraden, den er als äußerlich geringelt bezeichnet; ebenso erkennt er, daß die Beine nicht articuliert sind, sondern einheitliche, nur teilweise einfaltbare Ausstülpungen der Körperwand darstellen. Dujardin beschreibt Bau und Funktion des Buccalapparates, vergleicht die Augen zutreffend mit denen der Planarien und sieht, daß die als „Blutkörper" aufgefaßten Körnchen nicht in Gefäßen circulieren, sondern in der Leibeshöhlenflüssigkeit unregelmäßig flottieren. Aus den Bildern ist zu erkennen, daß Dujardin, wie vor ihm nur O. F. Müller, nach ihm nur Doyère, lebende Tiere ausgezeichnet beobachtet hat, und es ist nicht zu verwundern, daß seine Figur 5 sich noch in moderner populärer Literatur[2]) wiederfindet. Auch die Abbildungen der Krallen und des Buccalapparates sind sehr gut. Tiere mit gefüllten Speicherzellen, wie sie Fig. 4 darstellt, sind Dujardin als unerklärlich gegenüber den sonst fast durchsichtigen Exemplaren aufgefallen. Zutreffend sind auch die Angaben über Eiablage, Häutung und die Fähigkeit der Tardigraden, Trockenperioden zu überleben. Systematisch faßt Dujardin die Tardigraden und Rotatorien als Systoliden zusammen; die Tardigraden bilden in dieser Gruppe den Übergang zu den Anneliden, während unter den Rädertieren manche Formen auf die Nematoden hinweisen. Solche Gedanken, daß die Tardigraden Beziehungen zu den Anneliden und den Aschelminthen hätten, sind bis in die neueste Zeit hinein wiederholt worden. Als erster hat C. A. S. Schultze (172) über die Gattung *Echiniscus* publiziert, und sein Gattungsname hat, wie Doyère selber zugibt (29, p. 34, 35), die Priorität gegenüber dem einige Monate später veröffentlichten *Emydium* Doyère's.

Von allen Tardigradenspezialisten ist L. Doyère's „Mémoire sur les Tardigrades" stets als die bedeutendste Untersuchung über die Gruppe anerkannt worden, sie zeigt eine treffliche Beobachtungsgabe und eine gründliche allgemein-zoologische Durchbildung des Verfassers. Für die Anatomie und Physiologie der Tardigraden ist Doyère's Arbeit die sichere Grundlage späterer Forschung geworden; mehr ins

[1]) Carus, C. G., Über den Begriff des latenten Lebens, in: Arch. Anat. Physiol. u. wissensch. Medizin (Joh. Müller), Jahrgang 1834, p. 551—561. Berlin 1834.

[2]) Ulmer, G., Aus Seen und Bächen, p. 76, Fig. 52. Leipzig (Quelle & Meyer) 1913.

einzelne gehend, wurden in histologischer, embryologischer und systematischer Richtung Doyère's Ergebnisse ausgebaut. Nach einer historischen Einleitung bespricht Doyère im ersten Teil seiner Arbeit (27) kurz die systematische Stellung der Tardigraden, hinsichtlich deren er sich Dujardin anschließt und „Systolides broyeurs" (die Rotatorien) und „Systolides suceurs" (die Tardigraden) unterscheidet. Im dritten Kapitel, das einen selbständigen zweiten Teil des „Mémoire" darstellt, nimmt er diese Erörterung kritisch auf und erklärt, die Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten in allen Organsystemen der Tardigraden und Rotatorien vorsichtig abwägend, daß für eine definitive Beibehaltung der Systoliden und deren Stellung im Tierreich oder eine andere Einordnung der Tardigraden die ihm vorliegenden Kenntnisse vom Bau dieser Gruppe und anderer Evertebraten nicht ausreichten. Innerhalb der Tardigraden unterscheidet Doyère drei Genera, *Emydium* mit drei, *Milnesium* mit einer und *Macrobiotus* mit vier Arten, die bis auf eine sämtlich noch heute als „gute" Arten gelten. Um eine Vorstellung von der Fülle der Einzelthemata zu geben, die im zweiten, der Anatomie und Physiologie der Tardigraden gewidmeten Kapitel gründlich behandelt werden, seien hier in zusammengefaßter Form die Überschriften der wichtigsten Abschnitte genannt: äußere Morphologie, Extremitäten, Körperbedeckung und Häutung, Leibeshöhlenflüssigkeit, Atmung, Nahrungsaufnahme und Verdauung. In allen diesen Abschnitten sind die Organe nicht nur anatomisch, sondern auch hinsichtlich ihrer beobachteten oder vermuteten Funktion geschildert. Die Entdeckung der Asphyxie und ihrer experimentellen Bedingungen, die Myologie und Neurologie, über die vor Doyère überhaupt nichts bekannt war, werden im zweiten Teil dieses Kapitels erörtert, im dritten Teil die Geschlechtsorgane, bei denen er die Spermatiden erkannte, im übrigen freilich durch die Unzulänglichkeit seiner optischen Hilfsmittel behindert war, schließlich einiges über Eibildung, Ablage und Entwicklung. Das letzte Kapitel, wie das dritte und die beiden ersten einen selbständigen Teil des „Mémoire" darstellend, enthält nach einer die Vorarbeiten referierenden Einleitung die mit feinem biologischem Gefühl angestellten Austrocknungs- und Wiederbelebungsversuche. Doyère sah, daß die „dessication à nu" keinen Maßstab für die Austrocknungsfähigkeit der Tardigraden gibt, bestätigte also Spallanzani und erklärte damit die Fehlerquelle in den Versuchen aller derjenigen Forscher, die, wie Schrank, auf Grund von Experimenten die Austrocknungsfähigkeit der Tardigraden bestritten hatten. Doyère nimmt als Ergebnis seiner Versuche an, daß die organisierte Materie das Leben „in potentia" enthält, von dem keine Manifestationen zu erwarten sind. In dem bestimmten Augenblick der Anfeuchtung geht das Leben „in potentia" in das Leben „in actu" über. Wie die Löslichkeit, so ist auch die Wiederbelebungsfähigkeit eine besondere Eigenschaft des getrockneten Gewebes,

und diese Eigenschaft behält das Gewebe unter bestimmten Bedingungen. Wenn die molekulare Zusammensetzung innerhalb des Gewebes und der Connex, in dem die verschiedenen Gewebe untereinander stehen, erhalten bleibt, so sind die Bedingungen für das Zustandekommen der Lebensvorgänge, also für die Möglichkeit eines Überganges des potentiellen in das aktive Leben, erfüllt.

In seiner aus den Traditionen des Hauses Milne-Edwards erwachsenen Dissertation (70, p. 3) schildert Lance (70, p. 125—135), wie die Frage der Generatio spontanea Doyère's Experimente und Schlüsse in den Vordergrund der bereits erwähnten, allgemeinen naturwissenschaftlich-philosophisch-theologischen Diskussion stellte (vgl. S. 275). Die hier gegebene Geschichte der Tardigradenforschung kann nicht zu einer Geschichte der geistigen Strömungen um die Mitte des 19. Jahrhunderts werden, sondern muß sich begnügen, die wichtigsten, von Doyère ausgehenden Arbeiten, zunächst der physiologischen Richtung, zu referieren. Auf diesem Gebiet wäre ein kurzer Aufsatz Davaine's zu nennen (25). Dieser Forscher hatte bei ausführlichen Untersuchungen über Nematoden[1]), die ihn zu einer Bestätigung der Angaben Spallanzani's und Doyère's geführt hatten, gefunden, daß die Fähigkeit des Wiederauflebens verringert wird durch einen der Austrocknung vorangehenden, lange dauernden (2 Monate) Aufenthalt der Tiere in Wasser. Er untersuchte daraufhin wasserbewohnende Rotatorien und Tardigraden und fand, daß die Fähigkeit, Trockenperioden zu überdauern, nur den Moosformen, nicht den ständig im Wasser lebenden zukommt. Diese Feststellung schaltet Einsprüche gegen die Existenz der Anabiose überhaupt, wie sie noch in neuerer Zeit auf Grund von Versuchen mit Süßwasserrotatorien erhoben worden sind[2]), aus, und Davaine's Entdeckung ist durch die bisherigen Beobachtungen wiederholt bestätigt worden. Wo der graduelle Unterschied in der Austrocknungsfähigkeit zwischen Formen des Mooses, vorübergehender und perennierender Gewässer liegt, ist ein noch offenes Problem. Schon ganz in die Zeit des erwähnten, von Pouchet[3]) entfesselten Streites um die Fähigkeit des Wiederauflebens gehören die exakten Versuche Gavarret's (45). Dieser erkannte, daß auch Tiere, die 67 Tage lang lufttrocken, und dann 51 Tage lang im Exsiccator gelegen hatten, wieder erwachten, sofern man Schädigungen durch die Schwefelsäure vermeidet. In Wasser konnten in seinen Versuchen lebenstätige Tardi-

---

[1]) Davaine, C., Recherches sur l'Anguillule du blé niellé, considérée au point de vue de l'histoire naturelle et de l'agriculture, 3 planches, 80 p., Paris, J. B. Baillière et Fils, 1857, p. 43.

[2]) Faggioli, F., De la prétendue réviviscence des rotifères, in: Arch. ital. Biol., vol. 16, p. 360—374. Turin 1891.

[3]) Pouchet, F. A., Recherches et expériences sur les animaux resuscitantes faites au Muséum d'histoire naturelle de Rouen, 93 p. Paris, J. B. Baillière et Fils, 1859.

graden bis zu + 50° C, im Vakuum solche, die vorher getrocknet worden waren, bis + 110° C aushalten; seine Wärmeversuche mit wasserdampfgesättigten Moosen betreffen nur Rotatorien. Wie lange Zeit die genannten Maximaltemperaturen ausgehalten werden, konnte Gavarret nicht ermitteln, die Temperatur im Vakuum (+ 110°) wurde innerhalb des die Tiere enthaltenden Mooses 2 Minuten lang gemessen. Die biologische Seite des Streites, den die Schule von Rouen (Pouchet) und die von Bellevue (Doyère) im Jahre 1859 der Société de Biologie in Paris zur Entscheidung vorlegten, läßt sich folgendermaßen darstellen (70, p. 134): Beide Schulen erkennen mit der gesamten Fachwelt an, daß ein künstlich soweit wie möglich ausgetrockneter Körper tot ist, und es fragt sich, ob dieser Körper bei Wiederbefeuchtung das verlorene Leben wiedergewinnen kann. Doyère sagte, daß, wenn Austrocknung und Anfeuchtung langsam und unter Einhaltung bestimmter Bedingungen, wie Eintrocknung innerhalb eines die Feuchtigkeit nur allmählich abgebenden Mediums, vorgenommen wird, auch der so weit wie möglich ausgetrocknete Organismus die Fähigkeit des Wiederauflebens bewahrt. Pouchet dagegen sagt, daß keinerlei Vorsichtsmaßnahmen ein Tier, das einmal wirklich ausgetrocknet sei, den Folgen dieser Austrocknung, dem definitiven Tode, entziehen könne.

Der gründliche und geistreiche Bericht, den Paul Broca im Namen einer Kommission erster Autoritäten der Société de Biologie erstattete, zeigt, wie das schon in dem Motto des Berichtes „to be or not to be, that is the question" zum Ausdruck kommt, eine klare Erkenntnis des Problems. Broca (16) beginnt mit einer historischen Einleitung über die Literatur zur Frage der Wiederbelebungsfähigkeit, schildert dann die der Kommission vorgeführten Versuche Doyère's und Pouchet's, der hier wider Willen den Nachweis erbrachte, daß getrocknete Tiere auch einen plötzlichen Temperatursturz von 100° aushalten (16, p. 59), und beschreibt schließlich die von der Kommission angestellten Kontrollexperimente, die Doyère's Ergebnisse bestätigten. Aus den Erklärungen hierzu ist besonders bemerkenswert, daß negative Ergebnisse nach Austrocknen an der Luft auf Schädigungen zurückgeführt werden, die durch die hygrometrischen Oscillationen bedingt sind. Wenn diese im Tagesgang oft mehrmals schwankende Wasserdampfmenge bei monatelang offen liegendem Material die hygroskopischen Gewebe bei deren Bestreben, sich mit dem Feuchtigkeitsgehalt der umgebenden Luft ins Gleichgewicht zu setzen, bald zum teilweisen Quellen, bald wieder zum Trocknen bringt, so können Zerreißungen vorkommen. Ebenso sollen nach Broca die mehrfach hintereinander wiederholten Austrocknungen und Wiederanfeuchtungen dadurch schädigen, daß sie die verschiedenen Gewebe des Tieres je nach deren verschiedener Quellungsfähigkeit fortgesetzt in verschiedener

Weise mechanisch beanspruchen. Auch die Schädlichkeit zu schnellen Austrocknens für die mechanische Kontinuität des Eiweißes wurde experimentell erwiesen. Daß die Tiere im Trockenzustand nicht unbegrenzt ihre Lebensfähigkeit bewahren, beruht auf langsamen, physikochemischen Veränderungen, wie sie auch bei anderen organischen Substanzen im Laufe der Zeit eintreten. Mit anderen Worten ist das derselbe Gedanke, der heute so ausgesprochen wird, daß die Plasmakolloide „altern", sodaß der Tod eintreten kann, auch ohne daß die Organe sich bei ihrer Arbeit verbrauchen. Ebenso erscheint Broca's Auffassung der Hülle vieler Dauerzustände, etwa der Cystenhülle (Larvenhaut) von *Tylenchus tritici*, innerhalb deren diese Tiere 27 Jahre lang lebensfähig blieben, als eines Schutzmittels des relativ trockenen Gewebes gegen die Schwankungen des Wassergehaltes der Luft sehr bemerkenswert gegenüber der gewöhnlichen Angabe, daß die Tiere innerhalb derartiger Hüllen feucht bleiben. Solange nicht ausgiebige Befeuchtung die Hülle auflöst, beziehungsweise bei den Tardigraden den die getrockneten Tiere umgebenden Sand oder das Moos durchdringt, wirken Hülle, Sand oder Moos als Regulatoren, indem sie bei Schwankungen des atmosphärischen Wassergehaltes bald etwas feuchtere Luft an sich ziehen, bald Feuchtigkeit abgeben und bewahren das Gewebe vor einer kontinuierlichen chemischen und mechanischen Beanspruchung. In den Wärmeversuchen bestätigte der Bericht die von Doyère und Gavarret gefundene Tatsache, daß die trockensten Tiere die höchsten Temperaturen aushalten; die einzelnen Ergebnisse betreffen Rädertiere. Da die mechanische Wirkung der Wärme, meinte Broca, die gleiche wäre, ob sie 3 oder 30 Minuten lang einwirkte, wären die chemischen, je nach der Dauer der Hitzewirkung graduell verschiedenen Veränderungen dafür ausschlaggebend, ob ein Tier nach vorausgegangener Hitzeeinwirkung wieder normal lebenstätig wird oder geschädigt eine Zeitlang weiterlebt und dann eingeht oder gar nicht mehr wieder aufgeweckt werden kann. Es klingen bei Broca (16, p. 133) auch schon Gedanken an, die heute etwa so gefaßt werden könnten: Die unter gewöhnlichen Temperaturen auftretende Hysteresis der Plasmakolloide, die einen Tod der Tardigraden in der Anabiose nach spätestens 8 Jahren herbeizuführen pflegt, wird bei hohen Temperaturen so sehr beschleunigt, daß die Tiere nach spätestens 8 Minuten tot sind. Der Bericht endet mit einer zwar nicht für alle Zeitgenossen, aber doch für die Nachwelt entscheidenden Anerkennung der Versuchsergebnisse Doyère's. Abgesehen von einigen geistigen Nachzüglern (44; 187; S. 279, Anm. 2), deren Einwände gegen die Existenz der Austrocknungsfähigkeit für die Geschichte der Tardigradenforschung bedeutungslos sind, wurde seit Broca's Bericht lediglich über die Deutung der Anabiose gestritten. Während die einen sagten, daß in der Trockenstarre der Stoffwechsel, wenn auch in unendlich verlang-

samter Form, als „vita minima" weitergeht, sprechen die anderen von einem Stillstand des Stoffwechsels, von einer Unterbrechung des Lebens, ohne daß der Tod eintritt oder einer Negation des Lebens ohne Negation der Lebensfähigkeit. Da die über Broca hinausgehenden physiologischen Arbeiten unsere heutigen Kenntnisse von der Physiologie der Tardigraden darstellen, sind sie in dem entsprechenden Abschnitt dieses Buches verarbeitet und nur die wichtigsten seien hier kurz genannt.

Die Methodik, die Tiere durch Absperrung des Sauerstoffes in den asphyktischen Zustand zu versetzen, beschrieben Greeff (49, p. 105 bis 106) und Plate (109, p. 525—526); dieser letzte Forscher erörterte auch Ernährung und Verdauung der Tardigraden. Preyer hat an Tardigraden einige Versuche angestellt, um den Einfluß der Lufttemperatur für das Wiedererwachen zu untersuchen (110, p. 288), wichtiger aber ist für die historische Darstellung der Tardigradenforschung sein prinzipielles Eintreten für den Stoffwechselstillstand im anabiotischen Zustand, wie er die Trockenstarre nannte. Nach ihm ist der eingetrocknete Tardigrade leblos, aber lebensfähig, bei den eingefrorenen Tieren sind „alle Teile durch Eisbildung außer Zusammenhang, somit die Möglichkeit eines Stoffwechsels wie bei einem Petrefakt ausgeschlossen" (111, p. 3). Auch bei den eingetrockneten Tieren ist die Vita minima nicht möglich, weil kein Wasser vorhanden ist (111, p. 4). Aber diese festgefrorenen oder eingetrockneten Tiere sind nicht tot, sie leben nur nicht (111, p. 5). Preyer unterscheidet die beiden Gegensätze von lebend, den kontradiktorischen (das logice oppositum), nicht lebend oder leblos und den conträren (das realiter oppositum), tot (110, p. 28). Leblose und lebensunfähige Organismen sind tot, leblose aber lebensfähige anabiotisch, sie sind einer aufgezogenen und angehaltenen Uhr, nicht wie die toten einer zerbrochenen, vergleichbar, und die Befeuchtung ist der Anstoß, der die Uhr wieder in Gang bringt. Als „Anabiose" bezeichnete übrigens Preyer, der den Ausdruck geprägt hat, das Aufwachen aus der Trockenstarre, dem „anabiotischen Zustand", der heute allgemein „Anabiose" genannt wird. Von Carus' naturphilosophischen Spekulationen (vgl. Anm. 1, S. 277), nach denen das Leben nicht auf die Tier- und Pflanzenwelt beschränkt ist, sondern die eigentümliche Daseinsform der ganzen Welt darstellt, bis zu Preyer's Ausführungen über den „Lebensbegriff" (110, p. 308) scheint mir der Weg nicht weit zu sein. Ähnlich wie Preyer, wenn auch nicht so apodiktisch, äußert sich Claude Bernard im Sinne der Annahme eines Stoffwechselstillstandes während des latenten Lebens, dem er das mit Stoffwechselvorgängen verbundene oscillierende oder von der Umwelt abhängige Leben (Winterschlaf und ähnliches) und das gewöhnliche, konstante Leben gegenüberstellt (10). Auch Pflüger[1]) nimmt

[1]) Pflüger, E. F. W., Die allgemeinen Lebenserscheinungen. Rekt.-Rede. Bonn 1889 (E. Strauss, Verlag).

an, daß durch Eintrocknung und Einfrieren die Kontinuität des Lebens unterbrochen werden kann, daß das Leben zum Stillstand kommt, ohne daß eine Wiederanknüpfung des Lebensfadens ausgeschlossen ist; die Lebensprozesse, also die Stoffwechselvorgänge, ruhen während des latenten Lebens. Zu etwas anderen Ergebnissen gelangte Kochs[1]), der zwar nicht an Tardigraden, sondern an anderen Tieren, Eiern und Samen untersuchte, ob Temperaturerniedrigung zum Stoffwechselstillstand führt, ohne bei Erhöhung der Temperatur den Wiederbeginn des Stoffwechsels auszuschließen. Für die ausgebildeten Organismen stellte Kochs ein latentes Leben in Abrede, nimmt dieses aber für die Anfangsstadien der individuellen Entwicklung, für Eier und Sporen an, während deren Ruhe er weder Sauerstoff noch Kohlensäure hatte nachweisen können. Gerade Kochs' Versuche waren für Verworn[2]) beweisend, daß in der Anabiose der Stoffwechsel stillsteht, und von Verworn ist diese Auffassung auf seinen Schüler Rahm übergegangen (vgl. S. 189, 192). Lance, in dessen Dissertation auch über die Physiologie der lebenstätigen Tardigraden wertvolle Beobachtungen eingestreut sind (70, p. 18—20, 138—140, 193), bezeichnet den Trockenzustand als Anhydrobiose und meint auf Grund seiner Färbeversuche, daß die Lebenstätigkeit des Zellplasmas der asphyktischen und auch der in Trockenstarre befindlichen Tiere in verlangsamter Weise, vielleicht anaerob, weitergeht (70, p. 188ff.). Die fragmentarischen Untersuchungen von Schultz und Singol (169), in denen Encystierung und Trockenstarre nicht mit der nötigen Klarheit unterschieden sind, behandeln hauptsächlich die physiologischen Wirkungen des Sauerstoffmangels und kommen zu keinem entschiedenen Resultat hinsichtlich der Frage, ob in der Trockenstarre der Stoffwechsel weitergeht oder nicht. Die Verfasser scheinen aber der Ansicht zuzuneigen (169, p. 550), daß ein Vergleich der anabiotischen Tardigraden mit einer Maschine zulässig sei, die in der Starre ihre Arbeit nicht fortsetzt und nicht abgebraucht wird, die aber jede Minute wieder in Gang gebracht werden kann, sobald sie geheizt und Wasser in den Kessel gegossen wird. In zahlreichen, mehrere Jahre hindurch wiederholten Versuchen, namentlich mit tiefen Temperaturen, die dem absoluten Nullpunkt nahe lagen, meint Rahm (116, p. 206), den Stillstand des Stoffwechsels bei anabiotischen Tardigraden erwiesen zu haben (113). Baumann, der die Morphologie und Physiologie der Anabiose gründlich erforschte, nimmt an, daß in den normalerweise lufttrocken gewordenen Tieren noch

[1]) Kochs, W., Kann die Kontinuität der Lebensvorgänge zeitweilig völlig unterbrochen werden? in: Biol. Centralbl., vol. 10, nr. 22 (1890), p. 673—686. Erlangen 1891.

[2]) Verworn, M., Lebensbedingungen, in: Handwörterbuch d. Naturwissensch., 6. Bd., p. 88—95, Anabiose, p. 92. Jena 1912. — Allgemeine Physiologie, 7. Aufl., Jena 1922, p. 158.

tropfbares Wasser vorhanden ist, und daß der Stoffwechsel während der Anabiose als Vita minima weitergeht.

Die Encystierung der Tardigraden hat als erster Lauterborn (71) und unabhängig von ihm etwas später in ausführlicher Weise James Murray beschrieben (89; 94); die Ausstoßung der Hartteile des Buccalapparates vor der Häutung entdeckte Reukauf (128), dem auch weitere physiologische Beobachtungen (130) zu verdanken sind. Schließlich liegen aus neuester Zeit ökologisch-physiologische Untersuchungen über marine Tardigraden (76) und Moosformen vor (77) [vgl. auch F. Heinis, S. 287].

Die Physiologie des Formwechsels der Tardigraden ist seit Doyère namentlich in den entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten gefördert worden. Dahin gehört die Dissertation Kaufmann's (68), der versuchte, an lebenden Eiern die Entwicklung zu erforschen, wobei er freilich oft zu irrtümlichen Deutungen seiner gut beobachteten Bilder gelangt ist, ferner die Arbeit v. Erlanger's (42), der seine offenbar unzulänglichen Präparate weitgehend schematisierte und manche Lücken in seinen Befunden durch nicht immer zutreffende Spekulationen ergänzte. Angaben über die Vorentwicklung der männlichen Keimzellen, wie auch über die Physiologie der Sexualvorgänge finden sich in der Dissertation Henneke's (65). Wanda v. Wenck hat als erste die Eier der Tardigraden geschnitten und ihre Furchung und Keimblätterbildung im wesentlichen zutreffend geschildert; ihre Untersuchung (186) und die neueste Beschreibung der Embryologie der Tardigraden (80) wurden der vorstehenden Erörterung der Entwicklung der Tardigraden (vgl. S. 110—129) zugrunde gelegt.

Das Studium der Anatomie der Tardigraden wurde nach Doyère's Mémoire zuerst von Greeff wieder aufgenommen, der an asphyktischen Milnesien die Topographie des Nervensystems und die Histologie der Doyère'schen Endhügel untersuchte (49). In seiner Darstellung der Anatomie der Macrobioten kam Greeff (50) über Doyère kaum hinaus, doch ist seine Dorsalansicht eines Weibchens von *Macrobiotus hufelandii* mit ablagereifen Eiern in viele Lehrbücher übergegangen. Die mehr als 20 Jahre später veröffentlichten Untersuchungen Plate's (109) brachten eine sehr wesentliche Erweiterung der Kenntnis von der Anatomie der Macrobioten. Plate erkannte den Schlundkopf als saugendes, nicht, wie bis dahin angenommen worden war, kauendes Organ, er vermutete richtig, daß die Blutkörper Träger von Reservenährstoffen sind, und daß die epidermoidalen Verstärkungen am Distalende der Beine zur Krallenneubildung bei der Häutung in Beziehung stehen; er entdeckte den Gonochorismus der bis dahin für zwitterig gehaltenen Tardigraden, bezeichnete die für Hoden gehaltenen Darmanhangsdrüsen zutreffend als Exkretionsorgane und verglich sie mit den Vasa Malpighii der Milben. Doyère's deskriptive Myologie von

Milnesium ergänzte er durch die Beschreibung der Muskulatur von *Macrobiotus* und schilderte auch das periphere Nervensystem dieser Gattung, soweit er es erkennen konnte. Lance's Dissertation (70), deren Rahmen als eine Monographie der Gattung *Macrobiotus* wohl etwas zu weit gespannt worden war, bringt in ihrem anatomischen Teil kaum Fortschritte gegenüber der 7 Jahre älteren Arbeit Plate's; manche Angaben, wie die über Flimmerzellen im Darm (70, p. 76), sind unrichtig, und die gesamte Beschreibung der Myologie und Neurologie, zu deren Darstellung Lance das für Nervenfärbung bei Tardigraden wenig geeignete Methylenblau verwandt hat, sowie die meisten histologischen Einzelheiten sind schematisiert. Hier half nur die Schnittmethode weiter, die zuerst Basse (3) und nach ihm Henneke (65) angewandt hat. Baumann entdeckte das Receptaculum seminis bei *Macrobiotus hufelandii* (6) und untersuchte dessen Schlundkopf auf seine Zellkonstanz hin (5). In neueren Arbeiten wurden die Zellkonstanz des Schlundkopfes und der Epidermiszellen (78) sowie die Krallenneubildung vor der Häutung behandelt (76), ferner die vergleichend-anatomische und histologische Untersuchung auf die Heterotardigraden ausgedehnt (76, 78), für die unter anderem das Vorhandensein eines vom After getrennten Gonoporus und das Fehlen der Anhangsdrüsen des Enddarmes festgestellt wurden. Die deskriptive Myologie und Neurologie, namentlich in ihrer Bedeutung für das natürliche System der Tardigraden, sind in neuester Zeit durch G. Thulin, der auch die Männchen der Gattungen *Echiniscus*, *Pseudechiniscus* und *Milnesium* entdeckt hat, gefördert worden (184).

Die Fortschritte in der Tardigradensystematik nach Doyère betreffen einmal die Entdeckungen von Meerestardigraden, dann aber auch die Neubeschreibungen von Gattungen und Arten der Moos- und Süßwasserformen, also kurz der Landtardigraden. Den ersten marinen Tardigraden, *Lydella*, beschrieb Dujardin aus einem Seewasseraquarium in Rennes (31, p. 164), aber dieses Tier mit arthropodenartig gegliederten Beinen, einfachen Krallen und gegabelten Kopfanhängen wurde nie wiedergefunden; jetzt hält man die *Microlyda* [pro *Lydella* 51, p. 46] *dujardini* (Plate) (109, p. 533) für das Jugendstadium von *Halechiniscus guiteli* Richt. In Ostende fanden M. Schultze und gleichzeitig in Helgoland Greeff den später als *Echiniscoides* (109, p. 533) bezeichneten *Echiniscus sigismundi* (174); fast 30 Jahre später entdeckte Cuénot in Roscoff das ektoparasitische *Tetrakentron synaptae* (20) an den Mundtentakeln der *Synapta galliennei* (*inhaerens*). Im Schlamm, der von Austern an der bretonischen Küste abgewaschen worden war, wurde *Halechiniscus guiteli* von Richters zuerst gefunden (151, p. 81). In derselben Arbeit beschreibt er einen marinen Eutardigraden, *Macrobiotus* [heute *Hypsibius* 183, p. 27] *stenostomus* (151,

p. 84) aus der Kieler Föhrde, zu dem *Macrobiotus appellöfi*[1]) von der norwegischen Küste (ibid.) synonym ist. Gleichfalls in der Kieler Föhrde entdeckte Richters den *Batillipes mirus* (156, p. 37), Steiner im antarktischen Grundschlamm den *Bathyechiniscus tetronyx* (181). *Echiniscoides sigismundi* und *Batillipes mirus*, den Remane[2]) in seinem eigentlichen Biotop als erster gefunden hat, wurden in neuerer Zeit ausführlich bearbeitet (76) und *Tetrakentron synaptae* anatomisch-histologisch untersucht (78).

Die Systematik der Landtardigraden wurde zunächst durch Ehrenberg, der aus den Alpen und dem Himalaya neue Arten beschrieb (35—38), und durch Perty, der die schweizerische Tardigradenfauna erforschte (107, 108), gefördert. Die klare Unterscheidung des *Macrobiotus macronyx* und *M. lacustris* [heute *Hypsibius dujardini* 81, p. 202] durch Dujardin (31, p. 163) ist lange Zeit unbeachtet geblieben, da Greeff (50, p. 105) in der zweiten Art jüngere oder kleinere Stücke der ersten zu sehen meinte. C. A. S. Schultze's *Echiniscus creplini* (173, p. 7) und *Echiniscus biunguis* (173, p. 8) gelten heute als Species dubiae et inquirendae (81, p. 75, 103, 108). Auch Greeff's in synonymischer Hinsicht wenig klare Besprechung von fünf Macrobioten (50, p. 116—120) bedeutet kaum einen Fortschritt; der von ihm beschriebene *Macrobiotus schultzei* gilt heute als augenpigmentloser *Macrobiotus hufelandii* (81, p. 145), und sein *Macrobiotus tetradactylus* hat mit der bis vor kurzem als *Hypsibius tetradactylus* (Greeff) bezeichneten Species nicht mehr als den Artnamen gemeinsam (81, p. 193). Eine in den nächsten Jahren aus Nordamerika (105, p. 741) und zwei aus den Tropfsteingrotten Krains beschriebene Species (66, p. 17) sind für die Tardigradensystematik unbrauchbar (81, p. 216, 134, 219). Plate's Übersicht des Systems der Tardigraden (109, p. 528ff.) umfaßt alle damals bekannten Species und führt folgende Genera und Subgenera auf: *Echiniscus* (14 spec., davon 2 spec. dub.), *Echiniscoides* (1 spec.), *Lydella* (1 spec.), *Macrobiotus* (7 spec.) und *Milnesium* (2 spec.). Hinzu kommen *Doyeria* (1 spec.), welche die Simplexform (vgl. S. 171) eines *Macrobiotus* darstellt, und *Diphascon* (1 spec.), eine heute zu *Hypsibius* Thulin gestellte Artengruppe oder Untergattung mit verlängerter Schlundröhre (81, p. 163). Diese Gesamtzahl von 25 Arten enthält eine Reihe heute für unsicher geltender oder als Synonyma nachgewiesener Species, und zwar 6 Echiniscen, 1 *Lydella*, 2 Macrobioten, 1 *Doyeria* und 1 *Milnesium*, sodaß 14 sichere Species gegenüber 7 bei Doyère den langsamen Fortschritt in

[1]) Die früher (76, p. 489; 81, p. 194) von mir verwendete Schreibweise ist die der Originaldiagnose, „*appeloefi*", wie Rahm (124, p. 1, Anm.) behauptet, habe ich nie geschrieben; absolut korrekt ist nur „*appellœfi*", nicht „*appellöfi*", wie Rahm will.

[2]) Remane, A., Neue aberrante Gastrotrichen usw. (1. Beitrag z. Fauna d. Kieler Bucht), in: Zool. Anz., vol. 61, Heft 11—12, p. 289—297, 2 Fig. Leipzig 1924 [*Batillipes mirus*, p. 290].

einem halben Jahrhundert zeigen. Da in den nächsten Jahren noch *Tetrakentron synaptae* (20) und *Echiniscus spitzbergensis* (175, p. 791) hinzukamen, und Lance die Identität des *Macrobiotus schultzei* mit *M. hufelandii* erkannte (70, p. 203), beginnt das 20. Jahrhundert mit 26 Tardigradenarten; davon 15 sicheren. Die systematischen Arbeiten von Richters und James Murray haben dann in wenig mehr als 10 Jahren (1900—13) die Artenkenntnis außerordentlich vermehrt. Richters ist in dieser Richtung vorangegangen, aber nicht wenige seiner Beschreibungen und Abbildungen, namentlich seiner zweiten Arbeitsperiode, etwa von 1906 an, sind unzureichend für die Identifizierung zu determinierenden Materials. In den Diagnosen und Figuren James Murray's sind die behandelten Species klar gekennzeichnet, und seine Bearbeitung der Tardigrada der British Antarctic Expedition 1907—09, in der auch ein neues Genus, *Oreella*, beschrieben wurde (96, p. 135), bedeutet für die Tardigradensystematik soviel wie Doyère's Mémoire für die Anatomie und Physiologie der Gruppe. Die katalogartigen Übersichten Murray's, in denen zuerst bestimmte Artengruppen innerhalb der Genera zusammengefaßt wurden (90, 97), bildeten eine wichtige Grundlage für die in neuester Zeit entstandene systematische Synopsis der Tardigraden (81). Zeitlich vor dieser Zusammenfassung liegen noch eine Reihe von Arbeiten. So die von Heinis, der die Artenkenntnis, namentlich für die Schweiz, förderte, und als erster die Ökologie der Tardigraden, ihre Verbreitungsmittel, ihre Futterpflanzen und ihre physikalischen Umweltsbedingungen erforschte (56, 60, 62). Ausgezeichnete Diagnosen für Genera und Species und für systematische Zwecke genaueste Figuren lieferte Thulin (183), der die Gattung *Pseudechiniscus* von *Echiniscus* und *Hypsibius* von *Macrobiotus* abtrennte. Mit dieser letzten durchaus natürlichen Trennung hat G. Thulin die Übersicht über die Eutardigraden wesentlich erleichtert. Ein weiteres Genus, *Parechiniscus*, aus der Verwandtschaft der Echiniscen hat Cuénot beschrieben (21). Nachdem anatomische, namentlich den Bau der Extremitäten berücksichtigende Untersuchungen zwei große Gruppen innerhalb der Tardigrada, die Hetero- und die Eutardigrada, hatten erkennen lassen und innerhalb der Heterotardigraden die Arthrotardigraden und Echiniscoiden unterschieden worden waren (76, 78), begann Thulin dieses natürliche System unter Heranziehung der Extremitätenendigungen, der Körperbedeckung, Muskulatur und anderer Merkmale weiter auszubauen (184). Seine bei den Hetero- wie den Eutardigraden die richtigen Wege weisenden Gedanken sind in der hier vorliegenden Darstellung des Systems der Tardigraden so weit verwertet worden, wie sie definitive Feststellungen erlauben. Da das System, namentlich der Macrobiotidae, noch der Ausarbeitung im einzelnen bedarf, trägt die hier gebotene Systematik der Tardigraden einen etwas transitorischen Charakter.

Von den mehr als Lokalfaunen anzusehenden Arbeiten seien die wichtigsten vom Anfang des 20. Jahrhunderts an in chronologischer Reihenfolge aufgeführt: Schaudinn (Arktis) (167). Sellnick (Faröer, Ostpreußen) (177, 178), Carlzon (Schweden) (17) und Rahm (Rheinprovinz, Schweiz) (112, 120—122). Die lokalfaunistische Arbeit della Valle's (Italien) (26) ist durch ihre die ältere Literatur ausführlich berücksichtigende Synonymie, die Nederström's (Finnland) (102) durch ihre ökologischen Notizen bemerkenswert.

Eine zweite monographische Zusammenfassung der Kenntnisse von den Tardigraden, wie sie in Doyère's Mémoire vorliegt, ist aus dem 19. Jahrhundert nicht zu nennen. Die einer Monographie nahe kommende Arbeit Plate's (109) behandelt hauptsächlich die Anatomie, nur wenig die Physiologie der Macrobioten. Lance's Dissertation (70) enthält ausschließlich Anatomie und Physiologie der Macrobioten, aber keine Entwicklungsgeschichte und von den übrigen Tardigraden nur die Namen und einige allgemeine Verbreitungsangaben. Richters' Darstellung der Tardigraden im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (162) könnte als eine freilich sehr knappe monographische Darstellung der Tardigraden bezeichnet werden. Als wichtiger wäre Richters' Beitrag zum „Handbuch der Zoologie" zu nennen, den Krumbach auf Grund von literarischen Studien überarbeitet hat (163). Rahm bearbeitete die Tardigrada für die „Biologie der Tiere Deutschlands" (123) und die „Tierwelt der Nord- und Ostsee" (124). Mit meiner in diesem Bande gegebenen Naturgeschichte der Tardigraden, nicht mit einer Kritik im einzelnen, will ich die notwendigen Ergänzungen und Berichtigungen zu den Zusammenfassungen von Richters-Krumbach und Rahm beibringen; für die Systematik stütze ich mich auf die erwähnte Synopsis (81) und die neueste Arbeit G. Thulin's (184).

Die systematische Stellung der Tardigraden im Tierreich war durch Doyère nicht definitiv festgelegt worden, und die Gruppe wurde auch in der Folge noch vielfach hin und her geschoben. So bilden die Tardigraden bei Voigt[1]) die erste Ordnung der Infusorien; Dujardin (31, p. 162—163) schwankt, ob er sie den Articulaten oder den [Rund-] Würmern, mit den Rotatorien zur Gruppe der Systolidae vereinigt, anschließen soll, neigt aber doch etwas mehr zur Annahme einer Verwandtschaft mit den [Rund-] Würmern, namentlich wohl wegen des nematodenartigen Schlundkopfes der Tardigraden. Kaufmann (68, p. 230) ordnet die Tardigraden bei den Arachnoiden ein und meint, daß sie als die niedersten Glieder dieser Klasse den Übergang von den Annulaten zu den Pycnogoniden und Acarinen vermitteln. Auch C. A. S. Schultze (173,

[1]) Voigt, F. S., Das Thierreich geordnet nach seiner Organisation, nach der 2. Ausg. v. Cuvier's Règne animal, vol. 6, Zoophyten. Leipzig 1843 [Tardigrada, p. 428—432].

p. 10) trat für die Einordnung der Tardigraden bei den Articulaten ein, aber nicht bei den Arachnoiden, wie namhafte Lehrbücher seiner Zeit[1]) wollten, sondern bei den Crustaceen. Greeff wies auf die Schwierigkeiten einer Vereinigung von Tardigraden und Milben hin (49, p. 103), ohne etwas Besseres an die Stelle dieser Auffassung zu setzen. Plate erörterte ausführlich die systematische Stellung der Tardigraden (109, p. 544ff.)[2]), die den Krebsen (C. A. S. Schultze, Perty, Ehrenberg, Bütschli), den Würmern (als Systoliden mit den Rotatorien vereinigt: Dujardin), den Myzostomiden und Linguatuliden (als Stelechopoden: v. Graff), den Spinnentieren, sei es als Milben (O. F. Müller), sei es als Pseudarachnae mit den Pycnogoniden von den Autarachnae (Haeckel, Gegenbaur) gesondert, angeschlossen worden waren. Plate kam zu folgender Auffassung: Die Tardigraden sind die am niedrigsten stehenden von allen bekannten, luftatmenden Arthropoden und gehören an den Anfang der Tracheaten, also noch vor die Onychophoren. Hinsichtlich der Beziehungen der Tardigraden zu den Tracheaten stimmte von Kennel (69) mit Plate überein, hielt jedoch die Tardigraden für rückgebildete höhere Tracheaten und führt einen geistreichen und sehr lesenswerten Vergleich zwischen Tardigraden und neotenischen Dipterenlarven durch. Mit seinem Lehrer Bütschli[3]) stellte von Erlanger (42, p. 509) die Tardigraden an den Anfang der Arthropoden überhaupt, nicht an den der Tracheaten, da sie sich seiner Meinung nach sehr früh vom Stamm der Arthropoden abgespalten haben und einen Übergang zu den Rädertieren, Nematoden und Nematorhynchen (Gastrotrichen, Kinorhynchen) bilden. Haeckel hatte schon frühzeitig die Möglichkeit einer Einordnung der Tardigraden bei den Ringelwürmern erwogen[4]) und ordnete sie dann auch später dort unter Beibehaltung der v. Graff'schen Gruppe Stelechopoda ein.[5]) Er nannte die Stelechopoden eine regressive Gruppe der verkümmerten Ringeltiere, die Tardigraden verkümmerte Chaetopoden. Lance gab den Tardigraden, die er mit den Onychophoren als Protracheaten vereinigte, eine Zwischenstellung zwischen Anneliden und luftatmenden Arthropoden, wie er Arachnoiden, Pantopoden und Eutracheaten des

[1]) z. B. Handbuch der Zoologie von Peters, Carus und Gerstaecker, vol. 2, Leipzig 1863 [Tardigrada, p. 345—346].

[2]) Vgl. hierzu Plate, L., Über die Rotatorienfauna des Bottnischen Meerbusens usw., in: Ztschr. wiss. Zool., vol. 49, tab. 1, p. 1—42. (Leipzig 1890 [Tardigrada, p. 38—39].

[3]) Bütschli, O., Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung *Chaetonotus*, in: Ztschr. wiss. Zool., vol. 26, p. 363—413, tab. 23—26. Leipzig 1876 [Tardigrada, p. 406—409].

[4]) Haeckel, E., Natürliche Schöpfungs-Geschichte. 8. Aufl. Berlin 1889 [Tardigrada, p. 583].

[5]) Haeckel, E., Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere, vol. 2. Berlin 1896 [Tardigrada, p. 641—642, § 347].

heutigen Systems[1]) nannte (70, p. 199). Die Onychophoren bilden nach Lance den Übergang zwischen Anneliden und Myriapoden, die Tardigraden den zwischen Anneliden und Arachnoiden. Basse folgte der Plate'schen Auffassung und stellte die Tardigraden an die unterste Wurzel des Arthropodenstammes (3, p. 280), ohne sie, wie Lance, mit den Onychophoren zu vereinigen. James Murray dachte nach einem Vergleich der Cystenbildung bei Milben und Tardigraden wieder an nähere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen diesen beiden Gruppen (94, p. 847—848). Sellnick (178, p. 10) schloß sich ihm an und auch Wanda von Wenck (186, p. 507) meinte, freilich nicht mit Recht (76, p. 548—549), daß ihre entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse eine nähere Verwandtschaft zwischen Arachnoiden und Tardigraden begründen könnten. Im Anschluß an von Graff und Haeckel versuchte Richters, die Tardigraden den Anneliden, und zwar den Polychaeten zu nähern (151, p. 83; 156, p. 40), wobei er den Bau der Krallen und die Kopf-, Rücken- und Aftercirren zum Vergleich verwandte. Da er den wichtigen Unterschied zwischen dem Stammteil der Extremität und ihrer Endigung vernachlässigte (76, p. 545), gelangte er zu der unrichtigen Homologisierung von Polychaetenparapodium und Tardigradenextremität. Krumbach nahm die bei ihm nur noch Linguatuliden und Tardigraden umfassende Gruppe der Stelechopoden wieder auf (163, p. 58—59) und stellte diese zwischen Annelida und Arthropoda, mit denen sie bei ihm den Cuvier'schen Kreis der Articulata bilden. Cuénot leitete die Arthropoden von einer gemeinsamen Wurzel, den Proarthropoden ab (22, p. 15—17), die seiner Meinung nach dem Kreis der Trochophoratiere entstammen. Auf dem Wege zu den Proarthropoden ließ er erst die Onychophoren, dann die Tardigraden abzweigen, kam also zu ähnlichen Vorstellungen wie Lance, der, ohne die Tardigraden und Onychophoren einer bestimmten Arthropodengruppe zuzuordnen, in ihnen Übergangsformen zwischen Anneliden und primitiven Arthropoden sah. Demgegenüber werden in Cuénot's Schema (22, p. 16) die heute lebenden Tardigraden und ebenso die Onychophoren zu den Arthropoden gestellt. Ein ausführlicher Vergleich zwischen Tardigraden und Gastrotrichen, namentlich Macrodasyoiden, erhob keinen Anspruch darauf, die Stellung der Tardigraden im System festlegen zu wollen (76, p. 550—552). Die auf entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen fußende Einreihung der Tardigraden zwischen Protracheaten und Eutracheaten (80, p. 375ff.) wurde der vorstehenden Erörterung über die Stellung der Tardigraden im System (vgl. S. 130—144) zugrunde gelegt.

[1]) z. B. Claus-Grobben, Lehrbuch der Zoologie 3. Aufl. Marburg 1917.

VIII. Die Systematik der Tardigraden

1. Spezielle Systematik

Klasse Tardigrada

(Spallanzani 1776) Doyère 1840 char. emend. (*Xenomorphidae* Perty 1835; *Arctiscoidea* C. A. S. Schultze 1861)

Diagnose: vgl. S. 1.

In Übereinstimmung mit der ausführlichen nomenklatorischen Erörterung della Valle's (26, p. 3, 4) behalte ich den eingebürgerten Namen der Klasse bei, obwohl C. A. S. Schultze (173, p. 10) und Hay (51) Widerspruch erhoben haben, und J. Murray (96, p. 91; 99, p. 1) sich ihnen angeschlossen hat. Eine Verwechslung mit den früher als Tardigrada bezeichneten Bradypodidae (Mammalia) ist mir in der gesamten Literatur nur einmal begegnet, und zwar bei Lance, der Brants' 1828 in Leiden veröffentlichte Dissertation über Bradypodidae nach dem Titel „De Tardigradis" bei der Tardigradenliteratur aufführt (70, p. 213, 220).

Anzahl der Genera und Subgenera: 19. Anzahl der Species: 274[1]), davon 107 unsichere.

1. Ordnung. Heterotardigrada Marcus 1927

Von Kopfanhängen sind stets median ein Paar interner und ein Paar externer Medialcirren, lateral die Clava und der Cirrus lateralis vorhanden.[2]) Mittlerer Beinabschnitt teleskopartig in den proximalen einziehbar oder mindestens mit den Andeutungen einer solchen Einfaltungsstelle (Dornfalte), namentlich am vierten Beinpaar. Schlundkopftaschen terminal versteift durch starre, ungegliederte Leisten.[3]) Zehen oder Krallen untereinander gleichartig (homodactyl bzw. homonych). Jede Zehe oder Kralle bis zum Grunde von der benachbarten getrennt. Die beiden lateralen und die dorsale Darmanhangsdrüse (Vasa malpighii) fehlen. Keine Kloake; die Gonodukte münden unabhängig vom Darm mit einem ventralen, präanalen Gonoporus.

Die Kopfanhänge der Heterotardigrada sind als stumpfe Papillen und spitze, oft mit einem erweiterten Basalstück ansitzende Cirren ausgebildet. Im ganzen können 11 solche Anhänge unterschieden werden, nämlich dorsal ein unpaarer Cirrus medianus, jederseits eine Papilla cephalica, sowie jederseits zwei Cirren, die Cirri mediales interni und

[1]) Da die Zahl der benannten Formae gering ist, und ihre Unterschiede gegenüber den zugehörigen Species meist ebenso unerheblich sind, wie die der Species untereinander, wurden benannte Formae bei dieser und den folgenden Angaben als Species gerechnet.

[2]) Eine Ausnahme soll *Pseudechiniscus imberbis* (Richt.) machen (vgl. S. 397).

[3]) *Pseudechiniscus islandicus* (Richt.) soll einzelne Schlundkopfstäbe besitzen (vgl. S. 393—394).

externi. Weiter caudalwärts sitzt jederseits der Cirrus lateralis und die Clava, eine Papille, die freilich bei *Bathyechiniscus* lanzettförmig, bei *Oreella* zugespitzt ist. Oft fehlt der Cirrus medianus, seltener andere Anhänge. Die Krallen sind einfach hakenförmig oder an ihrer Basalseite mit Nebenhaken oder Dornen versehen, die immer in der Krümmungsebene des Haupthakens liegen. Bei *Batillipes* haben die äußersten Extremitätenendigungen nicht Hakenform, sondern sind dünne Haftscheiben. Der einheitliche Typus des Buccalapparates ist charakterisiert durch die gerade, mehr oder weniger enge Mundröhre, die dünnen, geraden Stilette und den kugeligen bis kurzovalen Schlundkopf. Die drei Leisten, welche die periphere Begrenzung der drei Taschen des Schlundkopflumens bilden, werden als Randleisten bezeichnet (184, p. 209).

Die Angaben der Diagnose über die Vasa malpighii und den Gonoporus sind für *Bathyechiniscus*, *Halechiniscus* und *Oreella* noch zu prüfen.

Da die Gruppe der Tardigraden unbedingt als Klasse (Classis) innerhalb des Kreises (Cladus) der Arthropoda gelten muß, jedenfalls von gleichem systematischem Rang ist, wie die Onychophoren im Unterkreis der Antennata oder die Pantopoda im Unterkreis der Arachnomorpha, wird die Unterteilung der Klasse zweckmäßigerweise in Ordnungen (Ordo) vorzunehmen sein. Nur mit dieser Bezeichnungsweise, in der gar keine Wertung, weder eine Überschätzung der vorhandenen Unterschiede (184, p. 208), noch das Gegenteil liegt, läßt sich eine subordinierende Systematik der Tardigraden durchführen. Die etwas schwankenden Bezeichnungen für Unterabteilungen, wie Sectio, Tribus und ähnliche möchte ich vermeiden. Die für meine Unterordnungen der Heterotardigraden gewählten Familiennamen Thulin's (184, p. 210), halte ich für überflüssig; sie mögen später zur Verwendung kommen, wenn fortschreitende Kenntnis zu einem Zusammenschluß von Gattungsgruppen zu Familien innerhalb der Unterordnungen führt.

Anzahl der Genera und Subgenera: 12. Anzahl der Species: 124, davon 49 unsichere.

1. Unterordnung. Arthrotardigrada Marcus 1927

(Prototardigrada Richters 1926 + Eutardigrada Richters 1926 part.; Halechiniscidae Thulin 1928)

Mittlerer Beinabschnitt teleskopartig in den proximalen einziehbar, mit deutlicher Einfaltungsstelle. Terminale Extremitätenendigung zehenartig mit abgesetzter Endpartie.

Die Unterschiede im Bau des Extremitätenstammes innerhalb der Ordnung der Heterotardigraden hält Thulin zur Trennung der Arthrotardigraden und Echiniscoiden für noch nicht ausreichend bekannt (184, p. 210). Er legt daher größeren Wert auf die von den Extremitäten-

enden ausgehenden Bildungen, die er als podiale Terminalorgane bezeichnet. Bei den Arthrotardigraden sitzen die Haftscheiben oder Krallen mit ihrer Basis oder auch dem proximalen Teil ihrer Dorsalseite an verlängerten, röhren- oder kolbenförmigen, als Zehen (151, p. 82) bezeichneten Fortsätzen der Extremitätencuticula. Unter besonderer Betonung dieses Merkmals wird die Gattung *Oreella*, die früher ihres teleskopartig einfaltbaren mittleren Beinabschnittes wegen mit Vorbehalt zu den Arthrotardigrada gestellt worden war (76, p. 546; 78, p. 109; 81, p. 39), besser bei den Echiniscoidea einzureihen sein.

Anzahl der Genera: 4. Anzahl der Species: 4, wobei *Microlyda dujardini* (vgl. S. 298, 299) nicht mitgezählt worden ist.

1. Genus. ***Batillipes*** Richters 1909

Mit langem, borstenförmigem, medianem Kopfcirrus (Cirrus medianus) und an jedem Bein 6 Zehen von verschiedener Länge; die Zehen terminal zu einem schaufelförmigen Haftlappen erweitert.

Batillipes mirus Richt. (Fig. 7, 14, 34, 52, 100)

1909 *Batillipes mirus* F. Richters 156, p. 37, tab. 2, fig. 1—3.
1917 *Batillipes caudatus* W. P. Hay 52, p. 251—254, tab. 33.
1927 *Batillipes mirus* E. Marcus 76, p. 521—544, fig. 17—26.
1928 *Batillipes mirus* E. Marcus 81, p. 34—36, fig. 5, 12, 21.

Hyalin, mit je nach dem Füllungsgrade hyalinem oder gelbem bis braunem Darminhalt; ohne Augenpigment. Cuticula dicht granuliert; Dorsalfalten und äußere Segmentierung schwach angedeutet. Schlundkopf kurz-oval mit drei Randleisten; Stiletträger vorhanden. Von Kopfanhängen finden sich ein Cirrus medianus und je ein Paar Cirri mediales interni und externi; die Medialcirren sind noch etwas länger als der mediane Cirrus. Die internen Medialcirren sitzen etwas dorsal, die externen etwas ventral von der Vorderkante, zwischen ihnen sitzt jederseits die Papilla cephalica. Mundöffnung ausgesprochen ventral, also nicht terminal; alle cephalen Anhänge stehen daher dorsal von der Mundöffnung. Die Clava ist als mächtiger, leicht dorsoventral abgeflachter Kolben, der Cirrus lateralis als lange Borste ausgebildet, Clava und Cirrus lateralis stehen gemeinsam auf einem starken Sockel, die übrigen Kopfanhänge jeder auf einer sockelartigen Erhöhung. Kurze, nur wenig von der Längsrichtung des Beines divergierende Dornen auf dem Proximalteil jedes Beines vorhanden, ferner ein unpaarer caudaler Mediancirrus, nicht ganz von der Länge des rostralen und jederseits eine mächtige Borste zwischen drittem und viertem Beinpaar, aber dem letzten genähert. Außerdem jederseits in der Mitte zwischen den beiden letzten Beinpaaren oft ein kurzer, lateralwärts gerichteter Marginaldorn, der einer- oder beiderseits fehlen kann. Die Beine aus einem breiten Proximalteil und einem distal anschließenden, die

Schaufelzehen tragenden Teil bestehend, der in den ersten fernrohrartig einziehbar ist. Zehenzahl 6, Hay's Angabe von 5 Zehen (l. c.) dürfte irrtümlich sein. Alle Zehen stets am vierten, meist auch am ersten Beinpaar zu erkennen, am dritten und besonders am zweiten Beinpaar ist eine Zehe fast immer so kurz, daß sie leicht übersehen werden kann. Die vier mittleren Zehen sind verschieden lang und sitzen in zwei Reihen, und zwar entspringen die beiden äußeren, längeren mehr dorsal, die beiden inneren, kürzeren ventral. Jede Zehe terminal zu einem schaufelförmigen, eine dorsale Versteifungsleiste besitzenden Haftlappen erweitert.

Länge ausgewachsener Stücke bis 720 μ[1]), durchschnittlich 400 bis 600 μ; Jungtiere 100 μ und darunter. Eiablage wahrscheinlich einzeln. Marin; im Sand der Seichtwasserzone, wenige Zentimeter bis maximal 8 m, nur selten, namentlich bei und nach stürmischem Wetter tiefer gehend, und bis zu 20 m Tiefe gefunden.

Batillipes caudatus (52, l. c.) soll durch eine schilfblattartig gedrehte Clava und durch 5 Zehen, die schlanker sein sollen als bei *Batillipes mirus*, von diesem letzten verschieden sein. Da die Zehenzahl, wie oben erwähnt, leicht unrichtig angegeben und die Clava auch des *B. mirus* als annähernd schilfblattförmig bezeichnet werden kann, schließlich eine mehr schlanke oder mehr robuste Gestalt der Zehen bei sonst gleichem Bau kaum als Speciesmerkmal verwendbar erscheint, halte ich in Übereinstimmung mit Hay's eigener Vermutung seine Art für ein Synonym des *Batillipes mirus* Richt. Ob nur die Mittelleiste des Haftlappens mit dem Krallenhaken der übrigen Heterotardigraden, etwa mit der *Halechiniscus*-Kralle (78, p. 108) zu homologisieren ist, oder der gesamte Haftlappen der Heterotardigradenkralle entspricht (184, p. 209), bleibe dahingestellt.

Vorkommen: Westlicher Atlantischer Ozean, Shackleford Bank, Nord Carolina (U. S. A.) (52, p. 251)[2]); Nordsee, Helgoländer Düne (76, p. 521); Ostsee, Kieler Föhrde (156, p. 37; 76, p. 521); Kattegatt (81, p. 36).

[1]) Da die Größe vieler Tardigradenspecies weitgehend schwankt (vgl. S. 3—4), können die Längenangaben meist nicht mehr als einen Annäherungswert für die Durchschnittsgröße geben. Der Identifizierung zu determinierenden Materials mit einer bestimmten Species darf bei völliger Übereinstimmung in den übrigen Charakteren auch ein relativ weitgehender Größenunterschied nicht im Wege stehen. Die mit Rücksicht auf die Deutlichkeit der dargestellten Merkmale verschieden stark verkleinerten Abbildungen können nicht als Maßstäbe für die Größe der Tiere gelten.

[2]) Der Literaturnachweis bei jedem angeführten Fundort soll einmal die für Spezialuntersuchungen über das genannte Gebiet notwendigen Quellenstudien erleichtern. Dann aber soll dem Fortgeschrittenen durch die Angabe, von wem und wann ein Fundort publiziert worden ist, die Beurteilung ermöglicht werden, ob die der Fundnotiz zugrunde liegende Determination sich mit der heutigen Auffassung der Art deckt, oder ob sie zweifelhaft bleiben muß. Wo zwei Autoren den gleichen Fundort angegeben haben,

2. Genus. ***Bathyechiniscus*** Steiner 1926

Mit langem, borstenförmigem medianem Kopfcirrus (Cirrus medianus) und 4 Zehen an jedem Bein; die Extremitätenendigungen quer abgestutzt mit leicht verbreiterter, vier marginale Zähne tragender Endpartie.

Die Gattung steht der folgenden sehr nahe, hat die gleiche Zehenzahl und dieselben Zehenendigungen; beiden fehlt ein caudaler Mediancirrus, und die vorhandenen Anhänge des Kopfes und der Beine stimmen bei beiden nach Lage und Zahl fast vollkommen überein. Unterschiede bestehen in der Länge der Anhänge, außerdem sitzen bei *Bathyechiniscus* wie bei *Batillipes* und *Echiniscoides* die internen Medialcirren etwas dorsal von der Vorderkante des Kopfes an, die externen dagegen etwas ventral. Bei *Tetrakentron* und *Halechiniscus* sitzen die Cirri mediales interni mehr ventral und die C. m. externi mehr dorsal an. Bei beiden Gattungen, *Bathyechiniscus* wie *Tetrakentron*, liegt die Mundöffnung ventral auf einem gerundeten Kegel. Die Papille auf dem vierten Beinpaar, die basal gerundet ist, und auf diesem knopfigen Basalteil eine feine Spitze trägt, findet sich gleichfalls bei beiden Gattungen. Die längeren Kopfanhänge des *Bathyechiniscus*, die ihn rein habituell dem *Batillipes* nähern, sowie seine etwas gracilere Körperform rechtfertigen kaum seine generische Trennung von *Tetrakentron*. Da aber die Anatomie von *Bathyechiniscus* noch unbekannt ist, mögen einstweilen noch beide Genera nebeneinander geführt werden.

Bathyechiniscus tetronyx Steiner (Fig. 135)

1926 *Bathyechiniscus tetronyx* G. Steiner 181, p. 479—481, fig. 1—5.
1928 *Bathyechiniscus tetronyx* E. Marcus 81, p. 36—37, fig. 41.

Körperform etwa cylindrisch; Cuticula unskulpturiert; ohne Augenpigment. Mit langem, borstenförmigem Cirrus medianus und borstenförmigen Cirri mediales, deren externes Paar etwas ventral und deren internes Paar etwas dorsal vom Vorderrande des Kopfes sitzt. Clava lanzettförmig, mit einer Längsrinne, ähnlich wie für *Batillipes caudatus* (vgl. S. 294) beschrieben; der Cirrus lateralis mehr als doppelt so lang wie die Clava, während er bei *Batillipes* nur etwa um ein Drittel länger ist als jene. Vom Buccalapparat nur die ventral auf

---

wurde hier meist nur die erste oder die bezüglich der Determination am sichersten erscheinende Stelle genannt. Fundorte aus Sammellisten solcher Autoren, die ohne Angabe über die Methodik ihrer Determination jede Moosform *Macrobiotus hufelandii* und jede Wasserform *Macrobiotus macronyx* oder *lacustris* nennen, sind hier nicht aufgeführt; der Ballast unsicherer Fundorte ist ohnehin, auch in der Spezialliteratur, groß. Wenn etwa von Kennern der Gruppe publizierte Fundorte in meinen Listen fehlen sollten, also die bei Durchsicht der Literatur bis Juni 1929 erstrebte Vollständigkeit nicht erreicht worden ist, so bitte ich, mich auf solche Lücken hinzuweisen.

gerundetem Kegel liegende Mundöffnung und der fast kugelige Schlundkopf bekannt. Auf dem Proximalteil des ersten bis dritten Beinpaares dorsal je ein ziemlich langer Dorn, an der Ansatzstelle des vierten Beinpaares eine die entsprechende Borste des *Batillipes* an Länge übertreffende Borste und caudal von ihr eine Papille mit knopfig-kugeliger Basis und einer feinen Spitze darauf. Beine aus einem proximalen Teil und einem die Zehen tragenden, kurzen distalen Teil bestehend. Nach einer Falte zu urteilen, der distale fernrohrartig in den proximalen einziehbar. Zehenzahl vier; die im Querschnitt ovalen Zehen terminal mit quergestellter Leiste, die vier kurze, zähnchenartige Krallen trägt.

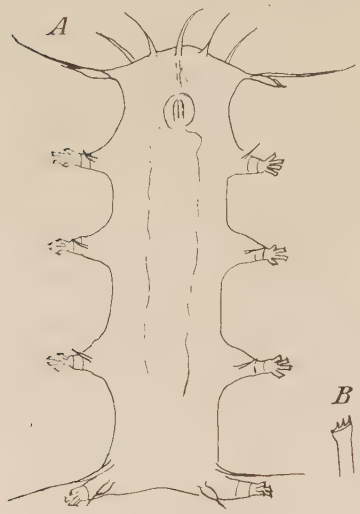


Fig. 135. *Bathyechiniscus tetronyx*. A dorsal; B Zehe. (Nach 181.)

Länge des einen gefundenen Stückes 119 μ, Dicke (der Autor meint wahrscheinlich „Breite") maximal 33 bis 34 μ, Länge eines Beines mit Zehen 29—30 μ, Länge einer Zehe 6—7 μ, Länge der Clava 8—9 μ, des Cirrus lateralis 29—30 μ, des Cirrus medialis externus 12—13 μ. Marin; nur in einem, beim Fang anscheinend schon abgestorben gewesenen Stück gefunden; Eiablage unbekannt.

Vorkommen: Antarktis, Gaußstation, in 385 m Tiefe im Meeresschlamm; vermutlich abgesunken (181, p. 481).

3. Genus. ***Tetrakentron*** Cuénot 1892

Dorsoventral abgeflacht, mit kurzem, dornartigem medianem Kopfcirrus und an jedem Bein 4 Zehen, deren quer abgestutzte, leicht verbreiterte Endpartie eine Kralle mit drei Haken trägt.

Tetrakentron synaptae Cuénot (Fig. 13, 19, 46, 64)

1892 *Tetrakentron synaptae* L. Cuénot 20, p. 16—19, tab. 1, fig. 4—5.
1909 *Tetrakentron synaptae* F. Richters 156, p. 33—34, tab. 1, fig. 5.
1928 *Tetrakentron synaptae* E. Marcus 78, p. 126—127, textfig. 8—9, tab. 5, fig. 2—3.
1928 *Tetrakentron synaptae* E. Marcus 81, p. 37—38, fig. 19.

Farblos, ohne Augenpigment und nicht sehr durchsichtig, mit gelblichem Mageninhalt; unskulpturiert. Körper dorsoventral abgeplattet, ohne äußere Segmentierung, mit quer abgestutzter Kopf-

partie. Stilette mit verbreiterter Basis. Stiletträger fehlen. Schlundkopf annähernd kugelig, mit starren, ungegliederten Versteifungsleisten. Cirrus medianus kurz, dornartig, Cirri mediales interni und externi sehr klein, Clava kurz, knopfartig, der Cirrus lateralis ein breiter, gerader Dorn. Zwischen Medial- und Lateralcirrus jederseits eine kuppelförmige Hervorwölbung der Cuticula, in welche Nerven eintreten (vgl. S. 44). Mundöffnung ventral auf einem breit gerundeten, konischen Kegel gelegen. Kurze, ungefähr in der Längsrichtung des Beines stehende Dornen auf dem Proximalteil des ersten bis dritten Beines; auf dem Proximalteil des vierten eine basal kugelige Papille mit aufsitzender feiner Spitze, unmittelbar rostral von dieser Papille ein großer, spitz endigender Cirrus, der längste Körperanhang des Tieres. Jedes der kurzen Beine besteht aus einem distalwärts konisch verjüngten Proximalteil und einem kurzen distalen, der in den ersten fernrohrartig eingezogen werden kann. Die Zahl der Zehen beträgt vier, die Zehen sind kurz, distalwärts leicht verbreitert und tragen an ihrem freien, quer und schräg abgestutzten Ende eine Leiste mit drei gekrümmten Haken.

Bis 200 μ lang. Marin; an den Mundtentakeln von *Synapta gallienni (inhaerens)*. Über Eiablage ist nichts bekannt.

Die im Umriß dem Körper locker anliegende, in der Aufsicht einen gewellten Saum bildende, faltig wie vor der Häutung erscheinende Cuticula, die Cuénot zeichnet, und die auch in dem mir vorliegenden, konservierten Material allgemein vorkommt, könnte auch durch die Fixierung von der Epidermis abgehoben worden sein.

Vorkommen: Bretonische Küste, Roscoff (20, p. 16, 19).

4. Genus. ***Halechiniscus*** Richters 1908

Ohne medianen Kopfcirrus und mit vier Zehen an jedem Bein, deren leicht kolbenartig erweiterte Endpartie eine unterständige Kralle trägt.

Halechiniscus guiteli Richt. (Fig. 136)

1908 *Halechiniscus guiteli* F. Richters 151, p. 81—83, fig. 2, 3.
1909 *Halechiniscus guiteli* F. Richters 156, p. 39ff., tab. 2, fig. 5; 155, p. 88—89, Textfig. 5, tab. 3, fig. 4.
1928 *Halechiniscus guiteli* E. Marcus 81, p. 38—39, fig. 42.

Körper eiförmig gestreckt; Cuticula runzelig, vielleicht infolge der Konservierung. Ohne Augenpigment; hyalin, mit braunschwarzem Inhalt des sehr erweiterungsfähigen Magens.[1]) Ohne medianen Kopfcirrus; mit haarartig feinen, bis zu 18 μ langen internen und bis zu 24 μ langen externen Medialcirren. In Übereinstimmung mit *Tetra-*

[1]) Über den geringen Wert der Farbe des Mageninhalts zur Artbestimmung vgl. Anm. S. 301.

kentron und im Gegensatz zu *Batillipes*, *Bathyechiniscus* und *Echiniscoides* stehen die internen Medialcirren ventral, die externen dorsal von der Vorderkante des Kopfes. Die Medialcirren sitzen papillenförmigen Sockeln auf; von einem solchen gemeinsamen Sockel entspringen Clava und Cirrus lateralis, die erste mißt bis zu 27 μ, der Cirrus ist meist etwa um ein Viertel kürzer. Die Mundöffnung liegt ventroterminal auf konischer, breitgerundeter Papille. Stilette wahrscheinlich mit Stiletträgern; Mundröhre eng, etwa 2 μ im Durch-

Fig. 136. *Halechiniscus guiteli*, dorsal. Rechtes viertes Bein kontrahiert, linkes gestreckt. (Nach 184.)

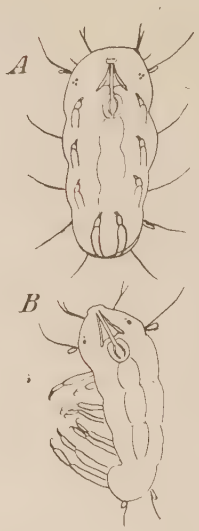


Fig. 137. *Microlyda dujardini*. A ventral, B dorsolateral. (Nach 31.)

messer; der Schlundkopf kurz-oval mit drei starren, in sich einheitlichen Aussteifungsleisten. Als laterale Körperanhänge sind Haare bei *c* und *d* (vgl. Fig. 5, S. 8) vorhanden; außerdem etwa an der bei den Echiniscen als *e* bezeichneten Stelle ein Haar und unmittelbar caudal davon, also an der Ansatzstelle des vierten Beinpaares, eine kurze Borste, die von breitem Sockel entspringt. Beine relativ dünn, vom ersten bis zum vierten Paar an Länge zunehmend; mit kurzem Proximalabschnitt und in diesen fernrohrartig einziehbarem, distalem, zehentragendem Abschnitt; die Einfaltungsstelle wird durch eine breite Ringfalte zwischen proximalem und distalem Abschnitt markiert. Zehen schlank, distalwärts leicht kolbig erweitert, sehr zart und weit voneinander abspreizbar, jede trägt eine 4 μ lange, derbe Kralle, die deshalb als

unterständig zu bezeichnen ist, weil dorsal die Endverbreiterung der Zehe sich, einem Krallenwall vergleichbar, über die Kralle schiebt.

Länge 100—200 μ; das gestreckte vierte Bein 64 μ, die Zehen 10 bis 11 μ lang. Marin; mehrfach aus dem auf Austernschalen abgelagerten Schlamm ausgewaschen. Ein Jugendstadium in einem Exemplar von 105 μ Länge, angeblich mit zwei Zehen (151, p. 83), aber sonst nichts über Eiablage und Entwicklung bekannt.

Microlyda [pro *Lydella* 51, p. 46] *dujardini* (Plate) (109, p. 533) (Fig. 137), ein äußerlich segmentiertes Tier von 50—100 μ Länge (mit Beinen maximal 143 μ), mit Augenpigment, soll einkrallige, gegliederte Beine besitzen (31, p. 164). Diese nie wieder gefundene, höchst wahrscheinlich in mehreren Punkten nicht richtig beschriebene Art gilt jetzt allgemein als Jugendform des *Halechiniscus guiteli* (151, p. 82—83; 163, p. 1, 18, 60).

Vorkommen: Bretonische Küste, Cancale bei St. Malo (151, p. 80); Rennes, Seewasseraquarium (31, p. 164); Villefranche (Alpes maritimes) (151, p. 83).

2. Unterordnung. Echiniscoidea (Richters 1926) Marcus 1927 char. emend.

(Echiniscoidea Richters 1926 + Eutardigrada Richters 1926 part.; Echiniscidae Thulin 1928)

Cirrus medianus fehlt; mittlerer Beinabschnitt teilweise in den proximalen einfaltbar, mindestens am vierten Beinpaar mit Andeutung einer Einfaltungsstelle (Dornfalte). Die terminalen Extremitätenendigungen sind Krallen.

Die podialen Terminalorgane der Echiniscoidea sind nicht Zehen mit Krallen oder Haftlappen, sondern Krallen, von denen jede mit ihrer Dorsalfläche an einer kleinen cuticularen Aussackung, der Zehenpapille (184, p. 211), am Ende der Extremität ansitzt (vgl. Fig. 15, S. 25). Diese Zehenpapillen, deren Gesamtheit auch als Zwischenkrallenhaut bezeichnet wird, sind den Zehen der Arthrotardigraden homolog (78, p. 108, 109). Die einzelnen Zehenpapillen sind bis zum Grunde vollständig voneinander getrennt. Da auch unter der Basis der Kralle ein Teil der Zehenpapille nachweisbar ist, berührt die Kralle selber den Extremitätenstamm nur mit der Ecke zwischen Basis und Dorsalfläche. Bei *Oreella* ist die Zwischenkrallenhaut von J. Murray beschrieben (96, p. 136), aber im einzelnen noch nicht untersucht worden. Wahrscheinlich sind die podialen Terminalorgane bei *Oreella* ebenso gebaut wie bei den übrigen Gattungen der Echiniscoidea. Die Krallenzahl der Jungtiere ist kleiner als die der Erwachsenen (meist 2 statt 4); von *Oreella* sind Jugendstadien nicht bekannt. Reduktion der Zehen zu Zehenpapillen und Verkürzung der Kopfanhänge charakterisieren

die Gesamtheit der Echiniscoidea gegenüber den Arthrotardigrada. Außerdem liegen Clava und Cirrus lateralis bei den Arthrotardigraden mehr am Vorderrand des Kopfes, bei den Echiniscoiden mehr an der Grenze von Kopf und Rumpf (184, p. 211, 212).

Anzahl der Genera und Subgenera: 8. Anzahl der Species 120, davon 49 unsichere.

1. Genus. *Oreella* J. Murray 1910

Cuticula dorsal und lateral mit kleinen Papillen, aber ohne plattenartige Verstärkungen. Clava zugespitzt; terminale Extremitätenendigungen vier Krallen.

Obwohl J. Murray von seinen wenigen, nach Anfeuchtung nur träge sich bewegenden Tieren (96, p. 136) nichts über eine Einziehbarkeit des distalen, die Krallen tragenden Beinabschnittes in den proximalen erwähnt, ist diese, nach der Abbildung der Beine zu urteilen, als wahrscheinlich anzunehmen. Mit einem Extremitätenstamm, wie ihn die Arthrotardigraden und mit podialen Terminalorganen, wie sie die Echiniscoiden besitzen, stellt die Gattung gewissermaßen einen Übergang zwischen den beiden Unterordnungen dar. Dieser Eindruck wird durch die arthrotardigradenartigen, langen Kopfanhänge noch verstärkt. In den dorsalen und lateralen Papillen des Körpers meint J. Murray Anklänge an die bei den Echiniscoidea vielfach als Panzerung ausgebildete Verstärkung der Cuticula sehen zu können (96, p. 136), was freilich im Hinblick auf ähnliche Skulpturbildungen bei den Eutardigraden kaum haltbar erscheint.

Oreella mollis J. Murr. (Fig. 138)

1910 *Oreella mollis* J. Murray 96, p. 135, tab. 18, fig. 26.
1928 *Oreella mollis* E. Marcus 81, p. 39, fig. 44.

Hyalin; ohne Augenpigment; mit bräunlichem Mageninhalt. Cuticula dorsal und lateral mit niedrigen, rundlichen Papillen, Ventralfläche glatt. Ohne Cirrus medianus, mit internen und externen, von kleinen, kegelförmigen Sockeln entspringenden Medialcirren, die ersten relativ kurze, schmale Kegel, die zweiten lange, geschwungene Borsten; zwischen beiden Medialcirren jederseits die Papilla cephalica. Clava und Cirrus lateralis von einer langen, schmalen, gemeinsamen Basis entspringend; der Cirrus sehr lang, etwa fünfmal so lang wie die schmale, etwas unterhalb der Spitze des gemeinsamen Basalsockels entspringende lanzettförmige Clava, die spitz endigt. Stilette kurz, mit Stiletträgern. Der Schlundkopf fast ebenso breit wie lang, also annähernd kugelig. Magenwand aus wenigen Zellen bestehend, die dunkelbraune Flecken zeigen.[1]) Keine Rumpfanhänge außer einem

[1]) Derartige aus der Originalliteratur übernommene anatomische Einzelangaben haben im allgemeinen keinen diagnostischen Wert. Die Zahl der Magenzellen der Tardi-

kurzen, gerundeten, medianen Caudalzapfen. Beine lang, mit kurzer, breiter Proximalpartie, anschließend ein langer, distalwärts leicht verjüngter Abschnitt, der terminal etwas erweitert ist. An dieser Erweiterung entspringen vier glatte, das heißt basaler Nebenhaken entbehrende Krallen, und zwar wahrscheinlich wie sonst bei den Echiniscoidea, von Zehenpapillen aus.

Länge bis zu 230 μ. In Moos; über Eiablage und Jugendstadien ist nichts bekannt.

J. Murray's Angabe (96, p. 136), daß unter der Haut, gemeint ist zweifellos subcuticular, eine unregelmäßige, undeutliche Felderung zu sehen ist, erscheint nur unter der Annahme verständlich, daß er die — freilich recht regelmäßig verlaufenden — Grenzen der Epidermiszellen gesehen hat.

Vorkommen: [?] Alpen, Kt. Freiburg, über 1000 m (122, p. 6) [Det. dub.]; Neusüdwales, Katoomba, Blaue Berge, etwa 1000 m (96, p. 136).

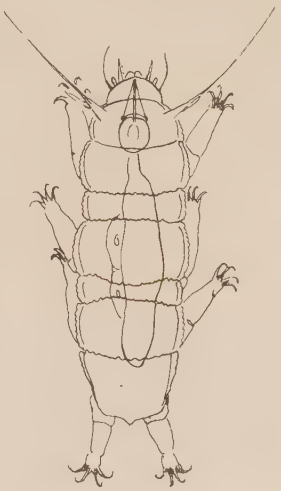


Fig. 138. *Oreella mollis*, dorsal. (Nach 96.)

Oreella spec. 1 [Spec. dub.]

1925 *Orella* [err. pro *Oreella*] spec.? G. Rahm 116, p. 189.
1928 *Oreella spec. 1* [spec. dub.] E. Marcus 81, p. 40.

Rahm erwähnt eine Art von 300 μ Länge mit cephalen Cirren, dem caudalen Mediandorn und „jederseits dornenartigen Anhängseln, einem unterhalb des zweiten Beinpaares, dem anderen oberhalb des dritten". Später (117, p. 432) gibt derselbe Autor an, daß *Oreella mollis* bei Bonn (Rheinprovinz) gefunden worden sei. Da dieser Fundort sich auf die fragliche Art mit den paarigen Körperanhängen bei *b* und *c* (125, p. 11) bezieht, ist er für *Oreella mollis* Murr. zu streichen, da Rahm's Art, sofern es sich bei ihr überhaupt um eine *Oreella* handelt, nicht mit der Murray'schen *Oreella mollis* zu identifizieren ist.

Vorkommen: Rheinprovinz, bei Bonn (116, p. 189).

2. Genus. ***Echiniscoides*** Plate 1889

Ungepanzert; mit externen und internen Medialcirren, mit Cirrus lateralis und Clava; Körperanhänge bei *e*; 5—9, selten bis zu 11 untereinander gleichartige Krallen ohne Nebenhaken an jedem Bein.

graden ist wahrscheinlich konstant, und sie sind nur nach dem Futterzustand und der damit korrelierten Durchsichtigkeit des Tieres in wechselnder Anzahl erkennbar. Auch die Angaben über die Farbe des Mageninhaltes und über Flecken in der Magenwand beziehen sich auf den Ernährungszustand der Tiere.

Echiniscoides sigismundi (M. Schultze) (Fig. 16, 21, 39, 102, 110)

1865 *Echiniscus sigismundi* M. Schultze 174, p. 3—7, tab. 26, fig. 1—4.
1889 *Echiniscoides sigismundi* L. Plate 109, p. 533.
1911 *Echiniscoides sigismundi* J. Murray 99, p. 2, tab. 2, fig. 8.
1927 *Echiniscoides sigismundi* E. Marcus 76, p. 491—521, fig. 1—16.
1928 *Echiniscoides sigismundi* E. Marcus 81, p. 41, fig. 11, 22.

Cuticula zart, unskulpturiert, hyalin und mit Querfalten in individuell variabler Anzahl, namentlich auf der Dorsalseite, versehen. Kein medianer Kopfcirrus; kleine, annähernd übereinander stehende Cirri mediales interni und externi, die ersten mehr dorsal, die zweiten mehr ventral von der Vorderkante des Kopfes ansitzend. Der Cirrus lateralis ein spitzer Dorn, unmittelbar caudal davon eine kurze papillenförmige Clava. Mundöffnung subterminal, Mundröhre relativ lang. Stilette mit lanzettförmiger Basis, ohne Stiletträger. Schlundkopf oval, caudalwärts breiter als rostralwärts. Zwischen dem dritten und vierten Beinpaar, aber dem letzten genähert, also etwa an dem bei *Echiniscus* mit *e* bezeichneten Punkt, steht eine Borste, der längste Anhang des Tieres; von dieser Borste etwas entfernt sitzt auf der Ansatzstelle des vierten Beinpaares eine Papille, ferner trägt das dritte Bein einen Dorn. Nicht als Körperanhänge zu bezeichnen, aber für den Habitus der Art sehr charakteristisch sind laterale, flügelartige Verbreiterungen des Kopfes, sowie zwei besonders in der Ventralansicht deutliche Hautfalten zwischen den Hinterbeinen. Die Zahl der untereinander gleich großen, glatten, das heißt der Nebenhaken entbehrenden Krallen beträgt 5—9, ganz selten bis zu 11; im allgemeinen haben jüngere, kleinere Stücke die geringere Krallenzahl (vgl. S. 167). Krallen fast zur Hälfte ihrer Länge dorsal von einer Fortsetzung der Cuticula, den Zehenpapillen, überdeckt. In der Lateralansicht sieht man von den sehr genau ausgerichtet liegenden Krallen oft allein die äußerste und von den übrigen nur die Spitzen.

Körpergröße ausgewachsener Stücke bis zu 310 μ, durchschnittlich etwa 200 μ, Jugendstadien 100 μ und darunter. Marin; auf Pfählen und Steinen zwischen Algen, namentlich *Enteromorpha*, in der Brandungszone. Legt fast kugelige bis kurz-ovale, glattschalige Eier (Fig. 110) einzeln oder oft in Klumpen bis zu neun Stück ab.

Bei einem Stück von der irischen Küste war die Basis des Dorns auf dem dritten Beinpaar besonders breit und die Papille auf dem vierten Beinpaar sehr groß und weich.

Vorkommen: Skagerrak, Gulmarsfjord, Bohuslän (17, p. 139); nördliche Nordsee, Bergen (151, p. 80); Westküste Irlands (99, p. 2); Nordsee, Helgoland (174, p. 2; 76, p. 492); Scheveningen (155, p. 87; 76, p. 492); sonstige niederländische Küste (74, p. XVIII); Ostende (174, p. 2); Mittelmeer, Rovigno (155, p. 86); Neapel (151, p. 80).

3. Genus. ***Parechiniscus*** Cuénot 1926

Panzerung angedeutet; mit Kopfanhängen wie bei *Echiniscus*. Außer dem Anhang bei *a*, dem Cirrus lateralis, keine Körperanhänge; mit undeutlich in Platten geschiedener Verdickung der dorsalen Cuticula; mit vier Krallen an jedem Bein, die Innenkrallen mit Nebenhaken; die Beine ohne Dornfalte.

Parechiniscus chitonides Cuén. (Fig. 3, 4, 139, 385)

1926 *Parechiniscus chitonides* L. Cuénot 21, p. 744—745, 1 fig.
1928 *Parechiniscus chitonides* E. Marcus 81, p. 41—42, fig. 45.
1928 *Parechiniscus chitonides* G. Thulin 184, p. 212—215, fig. 3, 4, 10.

Farblos oder etwas grau, ziemlich hyalin, Verdauungstractus oft gelblich, das Ovar bräunlich. Augenpigment vorhanden. Ohne Cirrus medianus, mit Cirri mediales interni und externi und jederseits einer Papilla cephalica zwischen beiden. Cirrus lateralis lang, fadenförmig; die Clava eine kurze, ohrartige Papille. Stilette mit Stiletträgern, Schlundkopf kurz-oval, nur wenig länger als breit. Dorsale Cuticula stark verdickt, in der Seitenansicht kammartig aussehend, die einzelnen Zinken des Kammes verlaufen eben oder gerundet. In der Aufsicht entsprechen diese Partien ziemlich unscharf begrenzten Platten mit Furchen dazwischen, für deren Anordnung und Bau auf S. 6—7 verwiesen sei. Die Abgrenzungen der Platten sind caudalwärts deutlicher als rostralwärts. Die Endplatte ist caudal gerundet, ohne terminalen Mediandorn. Cuticula auf der Endplatte grob skulpturiert, im übrigen sehr fein punktiert, was auf der großen Schulterplatte gut zu sehen ist und auch lateral über den Ansatzstellen der Beine hervortritt. Auf dem ersten Beinpaar jederseits dorsal eine kleine Dornspitze und an der Ansatzstelle des vierten eine Papille. Jedes Bein mit vier Krallen, die inneren mit kräftig gekrümmten Nebenhaken; Jungtiere zweikrallig. Dornfalte fehlt. Die Umrisse des linken vierten Beines in der Originalabbildung wurden offenbar für Haare bei *e* gehalten (125, p. 4). Nach der Originaldiagnose und der oben wiedergegebenen Abbildung Thulin's (vgl. Fig. 3, S. 6) fehlen solche.

Fig. 139. *Parechiniscus chitonides*, dorsal. (Nach 21.)

Körperlänge bis zu 200 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares. In Moos. Gelege mit zwei ovalen, im großen Durchmesser 50 μ langen

Eiern; zweikrallige Jugendstadien von 102 μ Länge. Tiere von 140 μ Länge sind ausgewachsen und haben vier Krallen.

Vorkommen: Mittelgebirge des östlichen (Barrois, Plateau de Langres) und südöstlichen (Ardèche, Ventoux) Frankreich, bis 1000 m (21, p. 745); Voralpen, Kt. Freiburg (125, p. 4) [mit Fäden bei *e* ?].

4. Genus. ***Echiniscus*** (C. A. S. Schultze 1840) Thulin 1911, 1928 char. emend. (vgl. Fig. 5)

Körper dorsal von einer verstärkten Cuticula, dem sogenannten Panzer, bedeckt, der sich maximal zusammensetzt aus: Kopfplatte, erster Rumpf- oder Schulterplatte, erster Schaltplatte, zweiter Rumpfplatte (paarig), zweiter Schaltplatte, dritter Rumpfplatte (paarig), dritter Schaltplatte und Endplatte.[1]) Vier Krallen an jedem Bein, die inneren meist mit Nebenhaken.

In der Erörterung dieser Gattung und der folgenden schließe ich mich eng an G. Thulin (183, 184) an. An Kopfanhängen sind Cirri mediales interni und externi, Papilla cephalica, Cirrus lateralis (das Haar bei *a* der Systematiker) und Clava vorhanden. Die Kopfplatte bedeckt den größten Teil des Kopfes; die Schulterplatte ist fast immer ungeteilt; die erste Schaltplatte ist meist einfach und kann von der ersten bis zur zweiten Rumpfplatte reichen, oft aber grenzt sie nur an die zweite Rumpfplatte, und zwischen dem Caudalrand der ersten Rumpfplatte und dem Rostralrand der ersten Schaltplatte erstreckt sich eine verbindende Haut. Die zweite paarige Rumpfplatte besitzt bei mehreren Arten eine Querfurche, das heißt, sie hat dann rostral von ihrer Mitte ein weicheres Querband, das tief eingebuchtet sein kann und dessen Skulptur meist feiner als die der Platte ist. Bei einer Biegung des Tieres nach oben nähern sich die rostral und caudal von der Querfurche gelegenen Teile der zweiten Rumpfplatte einander. Dabei wird der innere Rand jeder Vorderrandfalte über den äußeren verschoben, sodaß die stark abschüssigen Seitenpartien kaum an der Biegung teilnehmen. Da auch die dritte Rumpfplatte paarig und mit Querfurche und Vorderrandfalten versehen ist, wird der ganze, oft sehr feste Panzer beweglich. Die zweite Schaltplatte ähnelt der ersten, die dritte Rumpfplatte der zweiten. Die dritte Schaltplatte fehlt oft oder ist undeutlich oder nur durch eine Granulation der verbindenden Haut zwischen dritter Rumpf- und Endplatte angedeutet. Die Endplatte hat caudal jederseits meist eine schräg verlaufende Kerbe, die Kleeblattkerbe. Manchmal ist die Endplatte facettiert, das heißt,

[1]) Von den bei Erörterung der Plattenverhältnisse von *Parechiniscus* (vgl. S. 6—7 geschilderten Unterteilungen der Schalt- oder Intersegmentplatten, auf der die Einteilung der Gattung *Echiniscus* in die Subgenera *Bryodelphax*, *Hypechiniscus* und *Echiniscus* (s. str.) fußt (vgl. S. 305, 310, 313), sei zunächst noch abgesehen.

ihre äußeren Partien sind scharf basalwärts gebogen, wobei die Grenzen der abgebogenen lateralen und caudalen gegen die medianen Partien als eine meist mit drei Winkeln verlaufende Kante hervortreten. Die Mundöffnung ist klein, die Mundhöhle besitzt jederseits laterocaudal eine Erweiterung, hinter der die Stilettscheiden münden; das sind kurze Röhren, durch welche die Stilette in die Mundhöhle eingeführt werden. Die Mundröhre ist gerade und im allgemeinen sehr schmal. Die Stilette sind gerade und sehr dünn; ihre verdickte und in zwei Äste gespaltene Basis reicht meist bis zu den Seiten des relativ großen Schlundkopfes, seltener sitzt sie auf Stiletträgern. Die Einfaltungsstelle am vierten Beinpaar, an der die distale Partie teilweise in die proximale eingefaltet werden kann, ist bei vielen Arten durch eine Dornfalte gekennzeichnet. Die beiden Krallen des Jugendstadiums tragen im allgemeinen an ihrer Unterseite je einen basalwärts gerichteten Nebenhaken. Sie entsprechen also den meist mit Nebenhaken versehenen Innenkrallen der erwachsenen Tiere, die außerdem jederseits von den inneren Krallen eine glatte Kralle, das heißt eine solche ohne Nebenhaken, besitzen. Seltener tragen die äußeren Krallen basal einen geraden, gegen die Krallenspitze gerichteten Dorn, der oft erst bei den letzten Häutungen, also bei vollerwachsenen Tieren, auftritt.

Die kugeligen oder ovalen Eier werden, soweit bekannt, stets zu Gelegen von maximal acht vereinigt, in die gehäutete Cuticula abgelegt. Form und Größe der Eier sind bei den verschiedenen Individuen derselben Species nicht konstant, sie kommen daher, im Gegensatz zu den Eiern der meisten Macrobioten und einiger Hypsibien für die Artbestimmung nicht in Betracht.

Anzahl der Subgenera 3. Anzahl der Species 103, davon 44 unsichere.

1. Subgenus. *Bryodelphax* Thulin 1928 (Fig. 140)

Echiniscen mit einem Plattenpanzer, der fünf bis sechs Schaltplatten enthält, von denen die letzte an die Endplatte grenzt; Kleeblattkerben fehlen.

Die von J. Murray (96, p. 129, 151, 161) als *Echiniscus intermedius* zusammengefaßten Formen schließen sich hinsichtlich der Zusammensetzung ihres Panzers in entfernter Weise an *Parechiniscus* an (vgl. Fig. 3, 4, S. 6, 7). Am Kopf, vor den Insertionsstellen der dorsalen Längsmuskeln, ist die Cuticula zu einer Kopfplatte verstärkt. Das erste Rumpfsegment wird von der Schulter- oder ersten Rumpfplatte bedeckt; eine Segmentfurche ist nicht vorhanden. In dem durch das zweite und dritte Beinpaar gekennzeichneten zweiten und dritten Rumpfsegment finden sich die paarigen zweiten und dritten Rumpfplatten, die zweiten und dritten Segmentplatten (Fig. 140, *sp*) in der Nomenklatur Thulin's (184, p. 215). Diese Segmentplatten

bedecken den bei *Parechiniscus* von den Annularplatten (Fig. 4, *ap*) und den zugehörigen Segmentfurchen (Fig. 4, *sf*) eingenommenen Raum, reichen aber weiter lateralwärts an den Körperseiten herunter als die Annularplatten. Die Intersegmentfurchen werden von Schalt- oder Intersegmentplatten bedeckt, und zwar sind hinter dem ersten wie dem zweiten Beinpaar sowohl Dorsalintersegment- (Fig. 140, *dp*) wie Transversalintersegmentplatten (*tp*) ausgebildet; diese letzten erreichen die Insertionsstellen der Transversalmuskeln nicht. Bei Murray's typischem *Echiniscus intermedius* (96, p. 129, tab. 16, fig. 17) (Fig. 142), wie auch bei der hawaiischen Varietät (96, p. 151, tab. 19, fig. 36c, d) (Fig. 143) finden sich hinter dem dritten Beinpaar ebenfalls zwei Schaltplatten, auf welche die Endplatte (Fig. 140, ep_2) folgt. Die caudale dieser Schaltplatten, die Thulin (l. c.) als Transversalintersegmentplatte gedeutet hat, ist nach Murray (96, p. 130) so undeutlich von der Endplatte getrennt, daß sie als ein Teil dieser Endplatte angesehen werden kann, oder sie ist (96, p. 152) nur durch eine zarte Linie von der Endplatte geschieden. Danach ist anzunehmen, daß bei den hier im Anschluß an Thulin als *Bryodelphax parvulus* bezeichneten Stücken (Fig. 140, 141) die Transversalintersegmentplatte mit der Endplatte verschmolzen ist, und die eine erkennbare Schaltplatte (Fig. 140, dp_3) eine Dorsalintersegmentplatte ist. Für diese Annahme spricht auch die Lage der intersegmentalen Transversalmuskeln (Fig. 140, *J*).

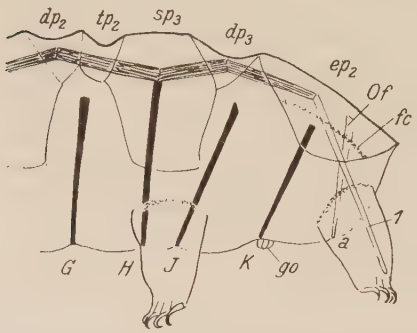


Fig. 140. Lateralansicht des Hinterendes von *Echiniscus* (*Bryodelphax*) *parvulus*. *a* Anus; *fc* Facettenkante; *go* Gonoporus; *1* erster Extremitätenmuskel (vgl. Fig. 31, S. 54); *G*, *H*, *J*, *K*, *Of* Transversalmuskeln [schwarz]; dorsaler Längsmuskel gestrichelt. Für die Beschriftung der Platten vgl. Text. Zur Orientierung vgl. auch die Fig. 3, 4, S. 6, 7, und 35 B, S. 63. (Nach 184.)

Anzahl der Species: 3.

Echiniscus (*Bryodelphax*) *parvulus* (Thulin) (Fig. 140, 141, 386)

1910 *Echiniscus intermedius* J. Murray 96, p. 161, tab. 20, fig. 52 (american variety).
1911 *Echiniscus intermedius* G. Thulin 183, p. 4, fig. 1.
1911 *Echiniscus intermedius* J. Murray 99, p. 2, tab. 1, fig. 4.
1928 *Echiniscus intermedius* [part.] E. Marcus 81, p. 46, fig. 47.
1928 *Bryodelphax parvulus* G. Thulin 184, p. 221, fig. 5, 11.

Klein; Vorderteil des Kopfes für einen *Echiniscus* auffallend gerundet. Hyalin bis grau, nur die Augen ziegelrot; einige der mir vorliegenden Stücke von Sumatra sind rot. Skulptur eine feine, dichte

Granulation, die bald aus einförmig feinen Körnchen besteht (Fig. 141 A, B), bald größere, grubenartige, mehr oberflächlich gelegene Skulpturen in unregelmäßiger Anordnung zwischen kleinen, hellen[1]), mehr in der Tiefe liegenden erkennen läßt (Fig. 141 C). Manchmal besitzen die paarigen Rumpfplatten schwächer skulpturierte und dadurch heller aussehende Transversalbänder (Fig. 141 A). Von den drei Schaltplatten sind die erste und zweite transversal zweigeteilt, sodaß

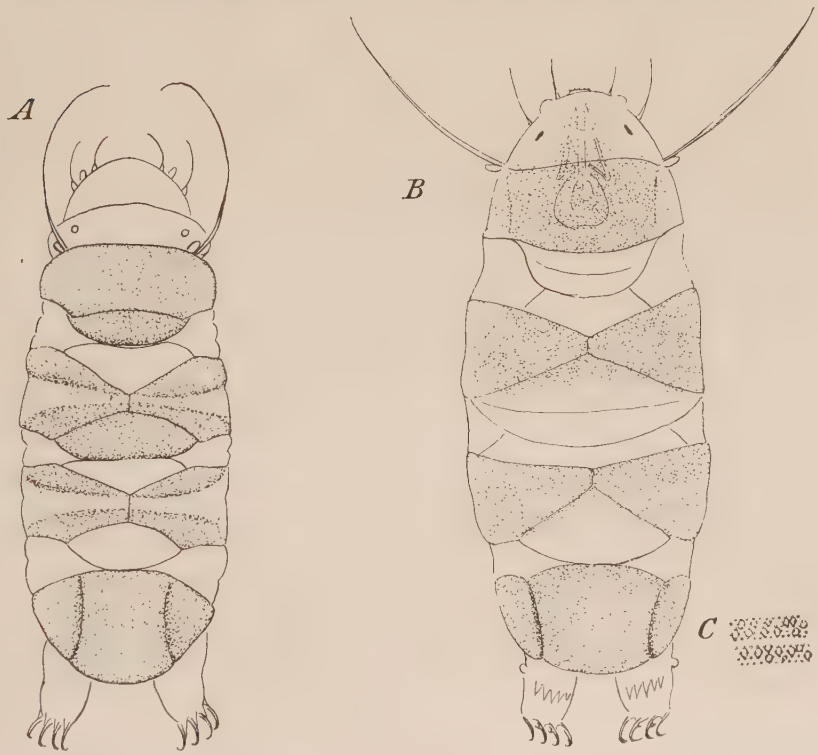


Fig. 141. *Bryodelphax parvulus*. A dorsal (nach 96), B dorsal (nach 81), C Plattenskulptur (nach 99).

sich im ganzen fünf einzelne Schaltplatten ergeben. Endplatte undeutlich dreifacettiert, ohne Kleeblattkerben. Kopfcirren mit breiten, kegelförmigen Sockeln. An der Mundröhre schmale, gegen die Stilettfurca hin verbreiterte Stiletträger vorhanden. Cirrus lateralis (das Haar bei *a*) ziemlich lang, 60 μ bei 175 μ langen, 32 μ bei 140 μ langen

[1]) Bei der Skulptur nahezu aller Angehöriger der Genera *Echiniscus* und *Pseudechiniscus*, namentlich bei denen, deren Punkte als hell oder hellleuchtend („pellucid dots", J. Murray) beschrieben werden, handelt es sich um Erhebungen oder Grübchen, also um positive oder negative Skulpturierungen. Diese Stellen wirken bei der ersten Annäherung des Objektivs stärker lichtbrechend als die umgebenden Partien, also hell auf dunklem Grunde; bei tieferer Tubuseinstellung erscheinen sie vertieft und dunkel auf hellem Grunde.

Individuen. Dornfalte von den bisherigen Untersuchern als fehlend angegeben; in oberbayerischem wie indomalayischem Material fand ich eine zarte Dornfalte (Fig. 141 B) mit fünf spitzen, basal dicht aneinander stoßenden Zähnen, die länger als breit sind. Ob dieser Charakter konstant und infolge der Durchsichtigkeit der Tiere den früheren Beobachtern entgangen ist oder variabel auftritt, muß noch entschieden werden. Innenkrallen mit kleinen Nebenhaken (183, p. 4) oder ohne sie (96, p. 162). Inkonstant an der Basis des vierten Beines ein stumpfer Zapfen.

Länge bis 175 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares; meist kleiner, kaum 150 μ; zweikrallige Jugendformen von 51—84 μ (ausschließlich des vierten Beinpaares) zeigen deutlich, wie die Erwachsenen in Andeutung, den halsartigen Einschnitt, der durch den schmaleren Vorderrand der Schulterplatte gegenüber dem breiteren Hinterrand des Kopfes zustande kommt. Gelege mit drei kurz-ovalen, farblosen Eiern gefunden.

Vorkommen: Lappland (183, p. 4); Irland (99, p. 2); Bayerische Voralpen (77, p. 335); Pyrenäen (81, p. 48); Sumatra, über 1000 m (81, p. 48); Britisch Columbia, Vancouverinsel (96, p. 162).

Von den folgenden Fundorten gemeldete *Echiniscus intermedius* sind bezüglich ihrer Zugehörigkeit zu der im vorstehenden oder im folgenden beschriebenen Species nicht sicher: Frankreich (125, p. 17); Bolivia (101, p. 28). Für das Material des letzten Fundortes wird der Besitz von Stiletträgern angegeben, aber daraus ist noch keine Sicherheit für die Artzugehörigkeit zu gewinnen, da für *Echiniscus* (*Bryodalphax*) *intermedius* J. Murr. und seine var. *hawaiicus* (Thul.) dieses Merkmal noch nicht als vorhanden oder fehlend angegeben worden ist. Da J. Murray für seine irischen Stücke (99, p. 2), die er den canadischen anschließt, das Vorkommen von Stiletträgern angibt und bei dieser Gelegenheit wahrscheinlich auf ein etwaiges Fehlen der Stiletträger bei seinem queensländischen und hawaiischen Material hingewiesen hätte, ist das Vorkommen von Stiletträgern für die beiden folgenden Formen anzunehmen. Über die Artzugehörigkeit des bolivianischen Materials ist daher nichts zu sagen; über die der französischen Stücke wird Cuénot's Zusammenstellung der Tardigraden der Fauna Frankreichs wohl bald Aufschluß geben.

Echiniscus (*Bryodelphax*) *intermedius* J. Murr. (Fig. 142)

1910 *Echiniscus intermedius* J. Murray 96, p. 129—131, tab. 16, fig. 17.
non 1911 *Echiniscus intermedius* G. Thulin 183, p. 4, fig. 1.
1928 *Echiniscus intermedius* [part.] E. Marcus 81, p. 46 [nec fig. 47].
1928 *Bryodelphax intermedius* G. Thulin 184, p. 221.

Klein; hyalin oder grau, Augenpigment rot. Skulptur der Platten aus sehr weitläufigen, flachen Gruben (jede etwa 5—6 μ breit) be-

stehend, deren Ränder eine regelmäßige netz- oder wabenförmige Zeichnung ergeben, die einheitlich ausgebildet ist, also keine Transversalteilung der paarigen Rumpfplatten bedingt. Alle drei Schaltplatten transversal geteilt, die dritte freilich so undeutlich, daß ihr caudaler Teil, die Transversalintersegmentplatte THULIN's, als zur Endplatte gehöriger, nach J. MURRAY's Abbildung zu urteilen, unskulpturierter Bezirk dieser Endplatte erscheint. Kleeblattkerben fehlen; Facettierung bei den beiden untersuchten Stücken nicht vorhanden oder nicht erkennbar. Kopfcirren mit breiten, kegelförmigen Sockeln. Über Stilettträger liegen keine ausdrücklichen Feststellungen vor, wahrscheinlich sind sie vorhanden. Cirrus lateralis (das Haar bei *a*) ziemlich lang, 40 μ bei 150 μ langen Individuen. Dornfalte fehlt; Innenkrallen ohne Nebenhaken; an der Basis des vierten Beinpaares ein stumpfer Zapfen.

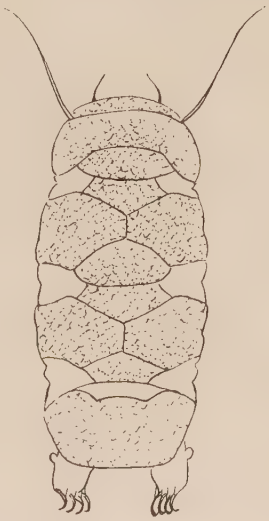


Fig. 142. *Bryodelphax intermedius*, dorsal. (Nach 96.)

Länge 150 μ, ohne Kopf und viertes Beinpaar gemessen; Jungtiere und Gelege nicht bekannt.

Vorkommen: Australien, Queensland (96, p. 130).

Echiniscus (*Bryodelphax*) *intermedius* J. MURR. forma *hawaiicus* (THUL.) (Fig. 143)

1910 *Echiniscus intermedius* J. MURRAY 96, p. 151, tab. 19, fig. 36c, 36d.
non 1911 *Echiniscus intermedius* G. THULIN 183, p. 4, fig. 1.
1928 *Echiniscus intermedius* [part.] E. MARCUS 81, p. 46 [nec fig. 47].
1928 *Bryodelphax intermedius* var. *hawaiicus* G. THULIN 184, p. 221.

Klein bis mittelgroß; über Farbe des Körpers und des Augenpigmentes keine Angaben. Skulptur der Platten aus Gruben bestehend, die flach sind und mit ihren aneinander stoßenden Rändern eine waben- oder netzförmige Zeichnung bilden, deren einzelne Elemente reguläre Sechsecke sind. Wie weit diese Skulptur in die Transversalfurchen der zweiten und dritten Rumpfplatten hineingeht, ist nicht festgestellt. Alle drei Schaltplatten

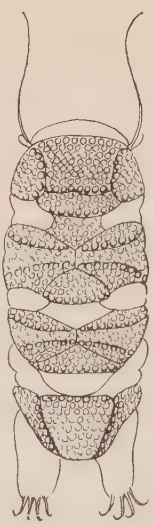


Fig. 143. *Bryodelphax intermedius* var. *hawaiicus*, dorsal. (Nach 96.)

transversal zweigeteilt, sodaß, wie bei *Echiniscus* (*Bryodelphax*) *intermedius*, insgesamt sechs Einzelplatten zu unterscheiden sind. Von diesen sind die erste Dorsalintersegment- und die erste Transversalintersegmentplatte skulpturiert, von der zweiten und dritten Intersegmentplatte jeweils nur die Dorsalintersegmentplatte; die dritte Transversalintersegmentplatte ist nur durch eine zarte Linie von der Endplatte getrennt. Kleeblattkerben fehlen; Facettierung der Endplatte deutlich. Cirrus lateralis relativ lang (Maße nicht angegeben, nach der Abbildung etwa 70 μ bei 200 μ langen Individuen). Nebenhaken und Dornfalte, wie auch die Papille an der Basis des vierten Beinpaares fehlen offenbar.

Länge etwa 190—220 μ, ein 190 μ langes Stück mit zwei Eiern von etwa 40 μ Durchmesser; ein 210 μ langes Tier mit einem Ei, 50 × 32 μ.

Vorkommen: Sandwichinseln, Oahu (96, p. 151).

2. Subgenus. *Hypechiniscus* Thulin 1928 (Fig. 144)

Echiniscen mit einem Plattenpanzer, der fünf freie Schaltplatten enthält. Endplatte an die letzte Schaltplatte grenzend, mit Kleeblattkerben.

Der Bau des Panzers (Fig. 144) entspricht dem von *Echiniscus* (*Bryodelphax*) *parvulus* (Thul.) (Fig. 140), nur sind die Dorsalintersegmentplatten (Fig. 144, *dp*) bei *Hypechiniscus* noch deutlicher größer als die Transversalintersegmentplatten (*tp*), was namentlich im zweiten Intersegment erkennbar ist (dp_2 und tp_2). Das ergibt eine von G. Thulin (184, p. 217) phylogenetisch verwertete Ähnlichkeit in den vor dem dritten Beinpaar gelegenen Teilen des Panzers mit *Pseudechiniscus suillus* (vgl. S. 387) (vgl. Phylogenie der Echiniscen, S. 387, 555). Die Endplatte bei *Hypechiniscus* dürfte wie die bei *Bryodelphax parvulus* die dritte Transversalintersegmentplatte enthalten. Im Gegensatz zu *Parechiniscus chitonides* (Fig. 3, 4, ep_1) und namentlich *Echiniscus* (*Bryodelphax*) *intermedius* und dessen Forma *hawaiicus*, bei denen die dritte Transversalintersegmentplatte noch von der Endplatte getrennt ist, mit ihrer primären Endplatte (ep_1) wird die Endplatte, die mit der dritten Transversalintersegmentplatte zu einem einheitlichen Stück ohne Plattengrenze verbunden ist, als sekundäre Endplatte bezeichnet

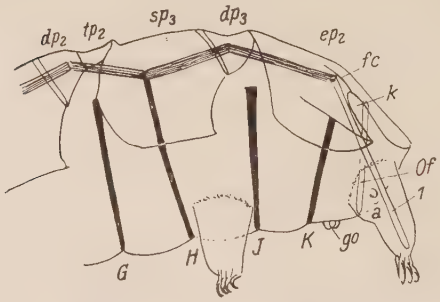


Fig. 144. Lateralansicht des Hinterendes von *Echiniscus* (*Hypechiniscus*) *gladiator* f. *exarmatus*. Beschriftung vgl. Fig. 140, S. 306; *k* Kleeblattkerbe. (Nach 184.)

(184, p. 218f.). Eine sekundäre Endplatte (ep_2) besitzen *Echin.* (*Bryodelphax*) *parvulus* (Fig. 140), *Echin.* (*Hypechiniscus*) *gladiator* und seine forma *exarmatus* (Fig. 144), sowie sämtliche Arten des Subgenus *Echiniscus* (s. str.) (Fig. 147).

Anzahl der Species: 2.

Echiniscus (*Hypechiniscus*) *gladiator* (J. Murr.) (Fig. 145)

1905 *Echiniscus gladiator* J. Murray 85, p. 683, tab. 1, fig. 1a—c.
1910 *Echiniscus gladiator* J. Murray 96, p. 111, 160, tab. 20, fig. 51.
1928 *Echiniscus gladiator* E. Marcus 81, p. 54, fig. 59.
1928 *Hypechiniscus gladiator* G. Thulin 184, p. 221.

Ziemlich groß; gelb oder blaßrot; Augen bald hell, ohne Pigment, bald mit schwarzem Pigment. Skulptur aus breiten, sehr flachen Buckeln bestehend oder eine allgemeine, feine Punktierung oder

Fig. 145. *Hypechiniscus gladiator*. A lateral (nach 85); B Innenkralle (nach 85); C paarige Rumpfplatten (nach 96).

Granulierung, die nicht nur auf den Platten, sondern auch auf der Cuticula dazwischen ausgebildet ist. Dadurch erscheinen die Platten unscharf begrenzt; die paarigen Rumpfplatten durch eine transversale Unterbrechung der Skulptur zweigeteilt; außerdem jedes Rumpfplattenpaar nur rostral auf kurzer Strecke zusammenstoßend, caudalwärts divergierend, wie es bei keinem anderen *Echiniscus* vorkommt. Schaltplattenteilung wie in der Subgenusbeschreibung geschildert, namentlich bei der zweiten Intersegmentplatte ist die Dorsalintersegmentplatte größer als die Transversalintersegmentplatte. Als dorsaler Körperanhang ist ein mächtiger, fast bis an das Hinterende des Tieres reichender, jedoch oft auch kürzerer Dorn ausgebildet, der am Vorderrand der dritten Rumpfplatten median, also unpaar entspringt. Papilla cephalica auffallend lang. Endplatte facettiert (nach Thulin's neuesten, freilich auf die Forma *exarmatus* bezüglichen Angaben 184, p. 221), mit zwei lateralen und einer sich ungewöhnlich weit auf die Endplatte erstreckenden caudalen Facette; Kleeblattkerben relativ kurz und breit. Beine schlank; Dornfalte fehlt; die Innenkrallen mit gekrümmten, namentlich am vierten Beinpaar sehr kräftigen Nebenhaken, die der Krallenmitte genähert ansitzen.

Länge bis zu 304 μ; diese Angabe stammt von Richters (150, p. 204), der etwas gequetschte Tiere einschließlich des vierten Beinpaares zu messen pflegte. Bei einem 166 μ langen Tier sind 2 Eier, 70 × 58 μ, gefunden worden. Krallen 200 μ langer Stücke 14 μ lang; zweikrallige Jungtiere von 120 μ Länge bekannt.

Vorkommen: Faröer (177, p. 209); Schottland, bis 1200 m (85, p. 683; 86, p. 26); Irland, etwa 600 m (99, p. 4); östl. N.-Neuseeland, Bare-Insel (150, p. 204); Britisch Columbia, Vancouver (150, p. 204; 96, p. 160).

Echiniscus (*Hypechiniscus*) *gladiator* J. Murr. forma *exarmatus* J. Murr. (Fig. 146, 387)

1907 *Echiniscus gladiator* var. *exarmatus* J. Murray 91, p. 652, tab. 1, fig. 5a—5b.
1910 *Echiniscus gladiator* var. *exarmatus* J. Murray 96, p. 111.
1911 *Echiniscus gladiator* var. *exarmatus* J. Murray 99, p. 4.
1928 *Echiniscus gladiator* forma *exarmatus* E. Marcus 81, p. 53, fig. 58 [gilt auch für den typischen *gladiator*].
1928 *Hypechiniscus gladiator* var. *exarmatus* G. Thulin 184, p. 221, fig. 6, 12.

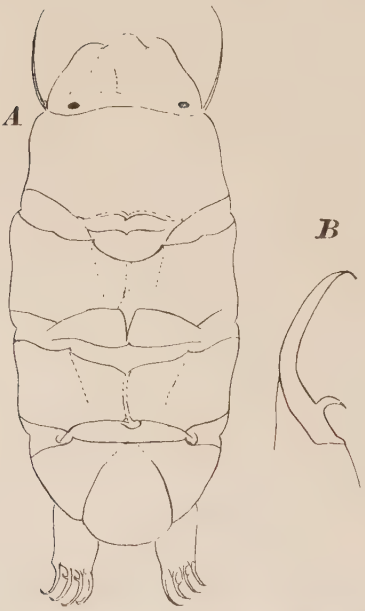


Fig. 146. *Hypechiniscus gladiator* f. *exarmatus*. A dorsal; B Innenkralle. (Nach 91.)

Diese Form unterscheidet sich vom typischen *Echiniscus* (*Hypechiniscus*) *gladiator* nur durch das Fehlen des dorsalen Mediandorns und die kleineren Nebenhaken an den Innenkrallen.

Vorkommen: In Gebirgen oft die f. *exarmatus* in höheren Lagen als die typische Form (99, p. 4); Faröer (184, p. 221); Irland, von Meeres- bis zu 600 m Höhe (99, p. 4); Shetlandinseln, etwa 500 m (91, p. 652); Neuseeland, Südinsel, etwa 1100 m (96, p. 111).

3. Subgenus. *Echiniscus* (sensu stricto) Thulin 1928 (Fig. 147)

Echiniscen mit einem Plattenpanzer, der in den beiden vorderen Intersegmenten stets wohlentwickelte Transversalintersegmentplatten, aber keine abgegrenzten Dorsalintersegmentplatten erkennen läßt, Zwischen den dritten Rumpf- oder Segmentplatten und der Endplatte keine vierte Rumpf- oder Pseudosegmentplatte. Kleeblattkerben vorhanden.

Im wesentlichen ist die Zusammensetzung des Panzers bei den von THULIN untersuchten Echiniscen (s. str.) (Fig. 147), und das ist die Mehrzahl der beschriebenen Arten, dieselbe wie bei *Echiniscus* (*Hypechiniscus*) *gladiator* J. MURR. (Fig. 144). Nur sind die erste und zweite Transversalintersegmentplatte (Fig. 147, tp_2) größer und außerdem starr, sodaß sie keine Querfurchen bilden. Dorsalintersegmentfurchen sind erhalten, und ihre Cuticula zeigt oft, wahrscheinlich in der Regel, eine ähnliche, nur schwächer ausgebildete Skulptur wie die Platten. Bei den meisten Arten ist die Cuticula der Dorsalintersegmentfurchen weich und zart, nur manchmal (z. B. bei *Echiniscus merokensis* RICHT., vgl. S. 363) so dick und so kräftig skulpturiert wie die Transversalintersegmentplatte, in welche sie in diesen Fällen ohne deutliche Grenze übergeht, sodaß jedes Intersegment des Panzers von einer einzigen Platte ausgefüllt ist. Während in den beiden vorderen Intersegmenten abgesetzte Dorsalintersegmentplatten fehlen, ist die entsprechende Partie der Cuticula zuweilen panzerartig verstärkt. THULIN sieht derartige panzerartige Verdickungen der Cuticula des dritten Dorsalintersegmentbezirkes als sekundäre Cuticularverstärkungen an und homologisiert sie nicht mit den dritten Dorsalintersegmentplatten von *Bryodelphax* und *Hypechiniscus* (184, p. 216). Das Auftreten von Kleeblattkerben (Fig. 147, *k*) ist zwar noch nicht für alle Species sicher festgestellt worden, kann aber wahrscheinlich als Genuscharakter gelten (96, p. 86; 184, p. 217). Die Kleeblattkerben sind oft schwer zu erkennen und daher gelegentlich den Untersuchern verborgen geblieben. Über die Arten, für die eine Kleeblattkerbe noch nicht erwähnt worden ist, wird bei den Erörterungen der betreffenden Diagnosen zu sprechen sein, es handelt sich um *Echiniscus* (s. str.) *spiculifer* (vgl. S. 315), *E. macronyx* (vgl. S. 322), *E. bisetosus* (vgl. S. 335), *E. aculeatus* (vgl. S. 336) und *E. filamentosus* (vgl. S. 373).

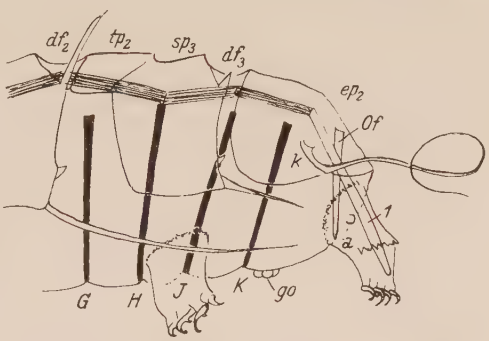


Fig. 147. Lateralansicht des Hinterendes von *Echiniscus* (s. str.) *oihonnae*. Beschriftung vgl. Fig. 144 und 140. (Nach 184.)

Da ein natürliches System der zahlreichen Arten von *Echiniscus* (s. str.) nicht vorliegt, werden die Species im folgenden nach künstlichen, auf die Zahl und die Beschaffenheit der lateralen Körperanhänge gegründeten Gruppen eingeteilt. Diese lediglich zur Erleichterung einer Übersicht aufgestellten Gruppen wollen keine etwa die Aufstellung neuer Subgenera vorbereitende Zusammenfassung einander

nahestehender Species sein; ihre Benennung nach einer allgemein bekannten Art dient nur zu ihrer Kennzeichnung. Bei Determinationen nach diesen Gruppen empfiehlt es sich stets, die größten Exemplare des verfügbaren Materials zu verwenden, da bei zahlreichen Arten den Jungtieren, auch wenn sie schon die Krallenzahl der Erwachsenen haben, laterale Haare, namentlich die bei *b*, aber auch andere, fehlen. Auch die oft artcharakteristischen Dorsalanhänge sind häufig bei Jungtieren noch nicht ausgebildet. Unabhängig vom Alter sind Beschädigungen, durch welche Haare oder Dornen einseitig oder beiderseits völlig oder bis auf kurze Stümpfe abgestoßen sind. Derartige Reduktionen können auch den Cirrus lateralis betreffen (vgl. *Echiniscus spiculifer*, S. 315).

Anzahl der Species: 98, davon 44 unsichere.

Echiniscus (s. str.) *arctomys*-Gruppe

Außer dem Cirrus lateralis (dem Haar bei *a*) keine lateralen Körperanhänge vorhanden.

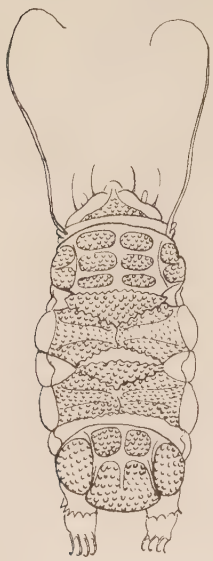


Fig. 148. *Echiniscus tessellatus*, dorsal. (Nach 96.)

Echiniscus tessellatus J. Murr. (Fig. 148)

1910 *Echiniscus tessellatus* J. Murray 96, p. 129, tab. 16, fig. 15.

1928 *Echiniscus tessellatus* E. Marcus 81, p. 45, fig. 46.

Mittelgroß, gelb; die Platten mit sehr groben, als halbkugelige Knöpfe ausgebildeten Papillen besetzt. Schulterplatte in zehn, Endplatte in sechs durch glatte Bänder getrennte Facetten aufgelöst. Zweite und dritte Rumpfplatten durch Skulpturmarkierungen je in drei Teile geteilt. Dritte Schaltplatte fehlt. Endplatte mit Kleeblattkerben. Das Haar bei *a* sehr lang (150 μ). Die lateroventralen Ränder der mittleren Platten glatt, unskulpturiert, saumartig vorspringend. Viertes Beinpaar mit Dornfalte; Nebenhaken fehlen.

Länge 200 μ. Gelege mit ein bis zwei Eiern.

Vorkommen: Australien, Queensland (96, p. 129).

Echiniscus tenuis Marc. (Fig. 149)

1928 *Echiniscus tenuis* E. Marcus 81, p. 46, Fig. 46 a.

Klein; farblos-hyalin bis grau; Augenpigment schwarz. Alle Platten vollständig glatt, unskulpturiert; die Platten dünn, ihre Grenzen nur durch Falten von der übrigen Cuticula abgesetzt. Dritte

Schaltplatte fehlt; zweite und dritte Rumpfplatten mit Längsfalten, die vom Rostralrand der Platten schräg caudalwärts verlaufen und bis etwa zur Plattenmitte reichen. Endplatte mit seitlichen Facetten und kurzen Kleeblattkerben. Kopfanhänge ohne Besonderheiten, der Cirrus lateralis ein 25 μ langes, geschwungenes Haar. Weder laterale noch dorsale Körperanhänge, lediglich die Hinterecken der paarigen Rumpfplatten in ganz kurze Spitzchen ausgezogen. Dornfalte und Nebenhaken fehlen.

Länge 140—160 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares. Krallen 8 μ lang.

In der Form der Endplatte besteht eine gewisse habituelle Ähnlichkeit zwischen dieser Art und *E.* (*Bryodelphax*) *parvulus*, von dem *E. tenuis* freilich durch die Ausbildung der Intersegmente, das Fehlen der Stilettträger, das Fehlen jeglicher Skulpturierung sowie der Dornfalte deutlich unterschieden ist. Die kurzen Kleeblattkerben sind, da die Facettengrenzen fast Fortsetzungen der Kerben darstellen, schwer zu erkennen und daher in der Originaldiagnose (81, p. 46) versehentlich fortgeblieben. Die glatte Oberfläche unterscheidet die Art von allen übrigen Echiniscen und Pseudechiniscen, von denen bisher *Pseudechiniscus islandicus* und *P. imberbis* als die am schwächsten skulpturierten galten. Von dem ersten (vgl. S. 393) hat der Autor selber (147, p. 199, Anm.) die ursprünglich (142, p. 374) als glatt bezeichnete Cuticula als fein skulpturiert erkannt. Die zweite Art (vgl. S. 397) ist zwar im allgemeinen spärlich, auf der Endplatte jedoch dichter granuliert (153, p. 4). Da von *E. tenuis* für die erste Beschreibung ein großes Material zur Verfügung stand, ist der auffallende Charakter des Fehlens jeglicher Plattenskulptur sichergestellt. Ähnlich wie bei *E.* (*Hypechiniscus*) *gladiator* f. *exarmatus* (184, p. 219) ist auch bei *E. tenuis* die gesamte Cuticula außerordentlich zart.

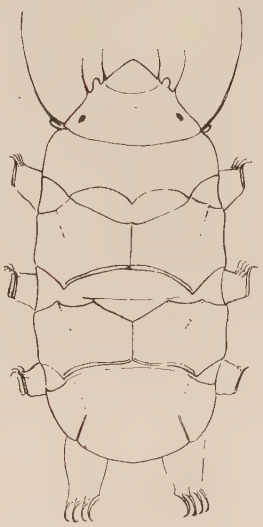


Fig. 149. *Echiniscus tenuis*, dorsal.

Vorkommen: Ost-Lombok, Poessoek, 1600 m (81, p. 46).

Echiniscus spiculifer Schaud. [Spec. inquir.]

1901 *Echiniscus spiculifer* F. Schaudinn 167, p. 193.
1928 *Echiniscus spiculifer* E. Marcus 81, p. 48.

Klein, die Platten mit feinen, scharfen, in der Mitte starken, gegen die Ränder kleineren, aber auch dort spitzen Stacheln besetzt, die kegelförmig, 4—8 μ hoch, basal 3—5 μ breit und senkrecht zur Oberfläche angeordnet sind. Dritte Schaltplatte fehlt. Kopfanhänge sehr

klein; das in der Originaldiagnose angegebene Fehlen der Anhänge bei *a* dürfte, zumal nur drei Exemplare vorlagen, auf eine Beschädigung derselben zurückzuführen sein (vgl. 167, l. c. bei Besprechung des *E. arctomys*). Am vierten Beinpaar wurden — angeblich an allen vier Krallen — Nebenhaken beobachtet.

Länge bis zu 190 μ. Das Fehlen einer Abbildung und die auf ein geringes Material gegründete unvollständige Beschreibung, in der unter anderem auch Angaben über Kleeblattkerben fehlen, läßt die Art als Species inquirenda erscheinen.

Vorkommen: Spitzbergen (167, p. 193).

Echiniscus bigranulatus Richt. (Fig. 150)

1908 *Echiniscus bigranulatus* F. Richters 153, p. 4, tab. 1, fig. 2.
1928 *Echiniscus bigranulatus* F. Heinis 64, p. 237, tab. 9, fig. 2.
1928 *Echiniscus bigranulatus* E. Marcus 81, p. 48, fig. 48.

Ziemlich klein; kräftig gepanzert. Alle Platten doppelt granuliert, mit dichten, feinen und zerstreut stehenden, groben Körnern, sodaß bei derselben Tubuseinstellung dunkle und hellleuchtende Skulptur zu sehen ist. In Heinis' Material schwächer skulpturierte Transversalbinden auf den paarigen Rumpfplatten, was in der Originaldiagnose nicht angegeben worden ist. Endplatte caudalwärts schwächer skulpturiert und mit deutlichen Kleeblattkerben. Das Haar bei *a* 60 μ lang. Dornfalte vorhanden; die Krallen kurz (12 μ) und sämtlich ohne Nebenhaken.

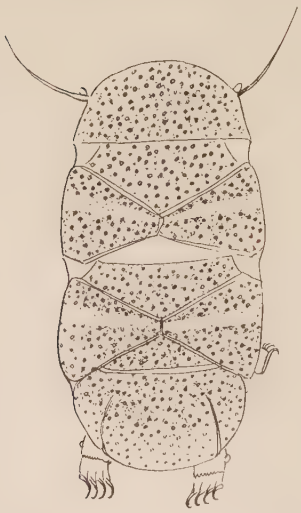


Fig. 150. *Echiniscus bigranulatus*, dorsal. (Nach 64.)

Länge bis zu 208 μ.

Vorkommen: Krakatau (63, p. 60); Colombia (64, p. 237); Paraguay (158, p. 274); Feuerland (153, p. 4).

Der Fundort Südafrika (64, p. 237) entbehrt noch der genaueren Bestimmung.

Echiniscus arctomys Ehrbg. (Fig. 151)

1853; 1854 *Echiniscus Arctomys* C. G. Ehrenberg 36, p. 530; 37, tab. 35 B, A III, fig. 3.
Non 1902—1910 *Echiniscus arctomys* auctor. var.
1910 *Echiniscus arctomys* J. Murray 96, p. 128.
1928 *Echiniscus arctomys* E. Marcus 81, p. 48, fig. 49.

Mittelgroß; grubig punktiert, dritte Schaltplatte fehlt; Endplatte deutlich facettiert und mit Kleeblattkerben versehen. Das Haar bei *a*

etwa 50 μ lang, aber manchmal auch bis auf kleine Stummel abgestoßen (167, p. 193). Dornfalte fehlt; an den 12—15 μ langen Krallen keine Nebenhaken.

Länge etwa 230 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares.

Nachdem MURRAY (96, p. 110, 126, 126 Anmerkung, p. 128) alle seine sowie RICHTERS' unter dem Namen dieser Species gemachten Angaben als auf *Pseudechiniscus suillus* (EHRBG.) bezüglich richtig gestellt und damit die von RICHTERS (134, p. 8) angerichtete Verwirrung geklärt hat, dürfen auch die Mitteilungen, in denen *E. arctomys* EHRBG. neben *E. mutabilis* J. MURR. [= *Pseudechiniscus suillus* (EHRBG.)] genannt wird (84, p. 161; 86, p. 26; 92, p. 269 und an anderen Stellen), nicht auf *E. arctomys* EHRBG. bezogen werden (98, p. 90). Eine Ausnahme scheint mir SCHAUDINN's Angabe deshalb zu machen (167, p. 193), weil der Autor bei Beschreibung seines *Echiniscus spiculifer* (l. c.) ausdrücklich auf die Übereinstimmung der Plattenanordnung bei dieser Art und den beiden vorher von ihm erörterten, *E. arctomys* und *E. spitzbergensis*, hinweist. Auch ist SCHAUDINN nicht durch RICHTERS' erst ein Jahr später veröffentlichten Fehler irregeführt worden.

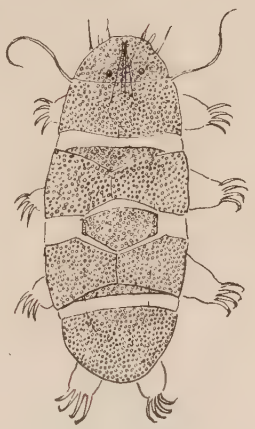


Fig. 151. *Echiniscus arctomys*, dorsal. (Nach 37.)

Den von C. G. EHRENBERG beschriebenen „*Echiniscus arctomys*? *β macromastix* n. sp.?" (38, p. 440, 452, 454, tab. 1, fig. 2A. B) abzutrennen, empfiehlt sich nicht. Es sind bei diesen Stücken lediglich die lateralen Haare bei *a* besonders lang. In dem Material der „Gauß" befindet sich, wie ich bei Durchsicht der RICHTERS'schen Präparate feststellen konnte, neben *Pseudechiniscus suillus* (EHRBG.) auch *Echiniscus arctomys* EHRBG. von den Kerguelen.

Vorkommen: Spitzbergen; Murmanküste (167, p. 193); Rheinprovinz (116, p. 187); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (120, p. 9); Monte Rosa-Gruppe, 3500 m (36, p. 530); Montblanc, 3300 m (38a, p. 782); Himalaya, 6600 m (38, p. 452); Ost-Lombok, 1600 m (81, p. 49); Australien, Blaue Berge (96, p. 128); Kerguelen (MARCUS det.).

Echiniscus elegans RICHT. (Fig. 152)

1906 *Echiniscus elegans* F. RICHTERS 146, p. 269.
1907 *Echiniscus elegans* F. RICHTERS 147, p. 199, fig. 2, 3.
1928 *Echiniscus elegans* E. MARCUS 81, p. 49, fig. 50.

Ziemlich klein; Skulptur auf den Platten und der Cuticula dazwischen aus derben, namentlich auf der Schulterplatte locker stehenden Körnern bestehend, die in den tieferen Schichten des Integuments

liegen und durch Leisten derart miteinander verbunden sind, daß sechsspeichige Rädchen oder an „point-lace"-Stickerei erinnernde Muster entstehen. Der Kopf ist anders, und zwar rostral grob und hinter einer körnchenfreien Transversalzone fein granuliert. Dritte Schaltplatte fehlt, aber die Skulptur ist zwischen dritter Rumpf- und Endplatte kontinuierlich. Kleeblattkerben schwach angedeutet. Querdurchmesser der Augen 4 μ, Papilla cephalica 6 μ. Der Cirrus lateralis (das Haar bei *a*) kräftig entwickelt, Medialcirren 12 μ. Das proximal fein granulierte vierte Beinpaar ohne Dornfalte; die inneren Krallen mit kurzen, gekrümmten Nebenhaken.

Länge 192 μ; bisher nur ein Exemplar bekannt.

Vorkommen: südliches Japan, bei Nagasaki (147, p. 199).

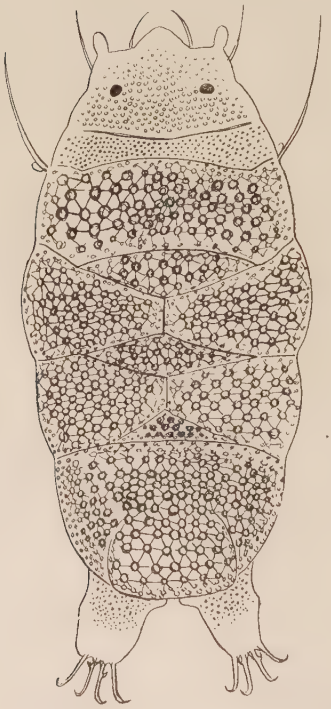


Fig. 152. *Echiniscus elegans*, dorsal. (Nach 147.)

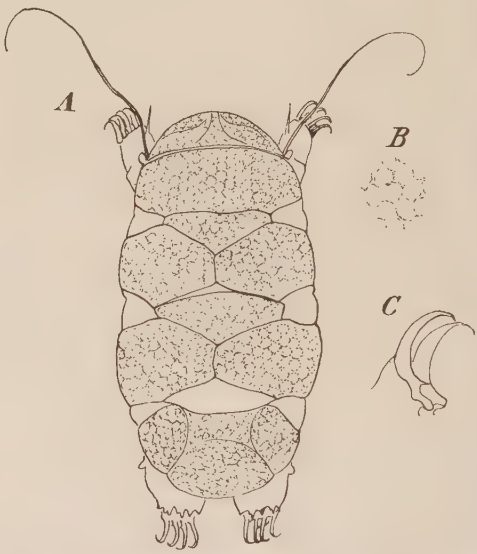


Fig. 153. *Echiniscus reticulatus*. A dorsal; B Plattenskulptur; C Außen- und Innenkralle. (Nach 85.)

Echiniscus reticulatus J. Murr. (Fig. 153)

1905 *Echiniscus reticulatus* J. Murray 85, p. 684, tab. 1, fig. 4a—c.
1928 *Echiniscus reticulatus* E. Marcus 81, p. 50, fig. 51.

Breit, gedrungen; leuchtend rot. Skulptur der Platten aus flachen Gruben bestehend, deren kreisförmige oder sechseckige Begrenzungen wabenartig zusammenstoßen und so eine netzartige Zeichnung be-

dingen. Dritte Schaltplatte vorhanden, mit nur undeutlicher Skulptur und manchmal gleichsam verschmolzen mit der Endplatte. Diese letzte deutlich facettiert. Das Haar bei *a* so lang wie der Querdurchmesser des Körpers an der Schulterplatte oder noch viel länger, bei einer 214 μ langen Haut 142 μ lang. Auf dem ersten Beinpaar ein langer, scharfer Dorn, auf dem letzten eine stumpfe Papille. Dornfalte mit oft zweispaltigen Dornen, sowie Nebenhaken an allen inneren Krallen vorhanden.

Länge bis zu 214 μ; Gelege mit einem bis vier Eiern. Sehr kleine Tiere, von denen J. Murray annimmt, daß sie sich seit dem Ausschlüpfen nicht gehäutet hatten, zeigten bereits vier Krallen und alle sonstigen Charaktere der Erwachsenen (85, p. 685). Die Kleeblattkerben, über die J. Murray keine Angaben gemacht hat, dürften bei dieser Art ähnlich wie bei *E. tenuis* am Grunde der Facettenkanten sitzen.

Vorkommen: Schottland, in überflutetem Ufermoos (85, p. 685); Himalaya, 2700 m (92, p. 269).

Echiniscus spec. 1 [Spec. inquir.] (Fig. 154)

1911 *Echiniscus spec.* F. Heinis 57, p. 263, tab. 4, fig. 10.
1928 *Echiniscus spec. 1* E. Marcus 81, p. 50, fig. 52.

Klein; die Platten einheitlich und zerstreut skulpturiert. Dritte Schaltplatte vorhanden; Endplatte unfacettiert, aber mit Kleeblattkerben. Cirrus lateralis (das Haar bei *a*) kurz. Mit Dornfalte und stark gekrümmten Nebenhaken der inneren Krallen.

Länge 120 μ; wahrscheinlich eine jugendliche Form, jedenfalls noch weiterer Untersuchung bedürftig.

Vorkommen: Südliches Mexiko (57, p. 263).

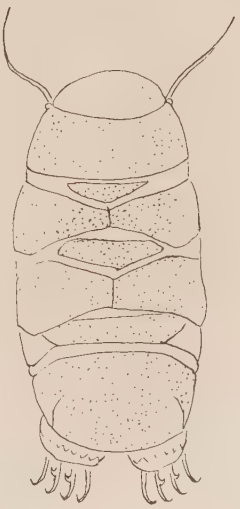


Fig. 154. *Echiniscus spec. 1*, dorsal. (Nach 57.)

Echiniscus wendti Richt. (Fig. 155)

1903 *Echiniscus Wendti* F. Richters 136, p. 172.
1904 *Echiniscus wendti* F. Richters 140, p. 499, tab. 15, fig. 3.
1905 *Echiniscus wendti* J. Murray 85, p. 684, tab. 1, fig. 3a—c.
1911 *Echiniscus Wendti* G. Thulin 183, p. 6, fig. 2.
1928 *Echiniscus wendti* E. Marcus 81, p. 50, fig. 53.

Erreicht beträchtliche Größe; rot, auch die Augen. Granulation variabel, bald ziemlich fein, bald gröber, dicht und regelmäßig, die Granula wie bei *Echiniscus elegans* (vgl. S. 317—318) durch feine Leisten

vereinigt. Anders als dort, die Granulierung der Schulterplatte nicht gröber, vielmehr oft feiner als die der hinteren Platten, und die Gesamtgranulierung feiner und dichter als dort. Zweite und dritte Rumpfplatten mit ungranulierten, bis zum Vorderrand der Platten reichenden Querfurchen versehen. Dritte Schaltplatte fehlt; Endplatte unfacettiert, mit Kleeblattkerben. Am Kopf die gewöhnlichen Cirri mediales externi und interni und eine kurze, stumpfe Papilla cephalica. Das Haar bei *a* (also der Cirrus lateralis) sehr lang, bei 211 μ langen Tieren 125 μ lang; die Clava (Papille oder Aurikel der Autoren) langgestreckt. Beine kurz und dick; erstes Beinpaar manchmal mit einem spitzen, das vierte stets mit einem stumpfen Zapfen nahe der Basis. Dornfalte vorhanden. Äußere Krallen glatt, die inneren mit besonders am vierten Beinpaar sehr kräftigen Nebenhaken fast in der Mitte der Krallen.

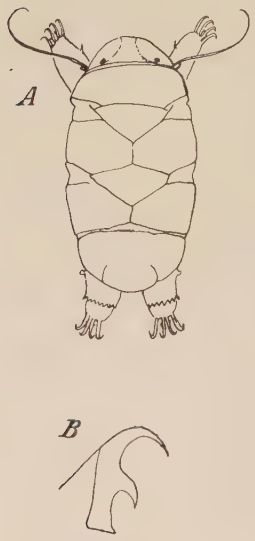


Fig. 155. *Echiniscus wendti*. A dorsal (nach 85); B Innenkralle (nach 183).

Länge bis zu 300 μ, dann mit 200 μ langem Cirrus lateralis. Zweikrallige Jugendformen 140—150 μ lang, mit 80 μ langen Lateralcirren. Gelege mit vier ovalen Eiern.

Vorkommen: Grönland (161, p. 9); Franz-Josephsland (161, p. 9); Spitzbergen (136, p. 168); mittleres Norwegen, Merok (136, p. 168); Lappland (183, p. 6); Finnland (102, p. 8); Faröer (177, p. 209); Schottland, bis 1200 m (85, p. 684; 86, p. 26); England, Wales Snowdon, 1090 m (96, p. 102, Anm.); Rheinprovinz (116, p. 188); Schwarzwald (56, p. 31); Schweizer Jura (56, p. 31); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (125, p. 14); Alpen, bis 3260 m (56, p. 31); Frankreich (125, p. 14); Südamerika, Colombia (161, p. 9); Antarktis: Challenger-, Südshetland- und Valdivia-Inseln (153, p. 3).

Echiniscus kerguelensis Richt. (Fig. 156)

1904 *Echiniscus kerguelensis* F. Richters 137, p. 239.
1908 [07] *Echiniscus kerguelensis* F. Richters 149, p. 292.
1910 *Echiniscus kerguelensis* J. Murray 96, p. 128, tab. 16, fig. 13.
1911 *Pseudechiniscus kerguelensis* G. Thulin 183, p. 19.
1928 *Echiniscus murrayanus* E. Marcus 81, p. 51, fig. 54.
1928 *Pseudechiniscus kerguelensis* E. Marcus 81, p. 108.

Mittelgroß; rot; grob oder schwach punktiert, die Punkte wie Poren aussehend. Auf den zweiten und dritten Rumpfplatten ein schmalerer rostraler, dem Vorderrand der Platten paralleler Teil durch die Skulptur vom übrigen Teil der Platten getrennt (Kerguelen-Stücke). Dritte

Schaltplatte fehlt. Endplatte unfacettiert, mit Kleeblattkerben. Kopfanhänge normal; das Haar bei *a* ziemlich lang, bei einem 225 μ langen Tier 80 μ lang. Clava etwas verlängert, deutlich hervortretend. Viertes Beinpaar ziemlich lang und mit einer stumpfen Papille nahe der Basis. Dornfalte aus schmalen, scharfen Dornen bestehend; die Innenkrallen mit gekrümmten Nebenhaken.

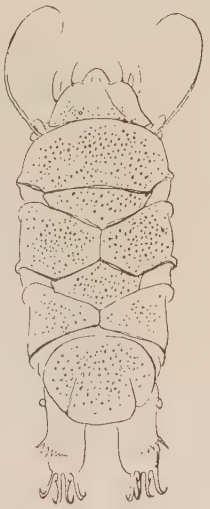


Fig. 156. *Echiniscus kerguelensis*, dorsal. (Nach 96.)

Länge bis zu 225 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares. Gelege mit drei Eiern.

Richters beschreibt die Granulation seines Materials als schwach (149, p. 292) und vergleicht den Panzer einmal (137, p. 239) mit dem von *E. arctomys* Ehrbg. und *E. wendti*, das andere Mal (149, p. 292) nur mit dem von *E. arctomys*. Wie sich aus der Nachprüfung der Richters'schen Präparate des Gaußmaterials ergibt, gehen bei Richters die Determinationen von *E. arctomys* Ehrbg. und *E. suillus* Ehrbg. (heute *Pseudechiniscus*) durcheinander, und in seinem Kerguelenmaterial finden sich auch echte *E. arctomys* Ehrbg. (vgl. S. 317). Die von ihm als *Echiniscus kerguelensis* determinierte Art paßt, wenn man von geringfügigen Unterschieden in der Stärke der Skulpturierung absieht, gut zu Murray's Diagnose. Sie ist also als echter *Echiniscus* (s. str.) zu bezeichnen, *Pseudechiniscus kerguelensis* ist zu streichen und ein neuer Name für den von Murray beschriebenen *Echiniscus kerguelensis* erübrigt sich.

Vorkommen: Schottland (98, p. 91); Australien, Australische Alpen, 1700—2000 m (96, p. 128); Kerguelen (137, p. 238).

Echiniscus spec. 2 [Spec. inquir.] (Fig. 157)

1908 [07] *Echiniscus spec. 2* F. Richters 149, p. 293.
1928 *Echiniscus spec. 2* E. Marcus 81, p. 52.

Bis mittelgroß; Skulptur der vorderen und mittleren Platten eine äußerst feine Punktierung, in caudaler Richtung zunehmende, namentlich auf der Endplatte zahlreiche hellleuchtende feine Granula in lockerer Anordnung. Dritte Schaltplatte fehlt. Kleeblattkerben vorhanden. Cirrus lateralis sehr lang, bei einem 252 μ langen Tier 195 μ lang. Clava deutlich hervortretend; auf dem vierten Bein eine stumpfe Papille. Dornfalte vorhanden. Gegenüber den etwa 15 μ langen, stark gekrümmten Krallen des *Echiniscus wendti* (vgl. S. 320) verlaufen hier die 24 μ langen Krallen in flachem Bogen.

Länge 180—252 μ. Die nur in zwei Exemplaren bekannte Art muß, obgleich hier auf Grund der Richters'schen Präparate eine Abbildung gegeben werden konnte, als Species inquirenda gelten.

Vorkommen: Kerguelen (149, p. 293).

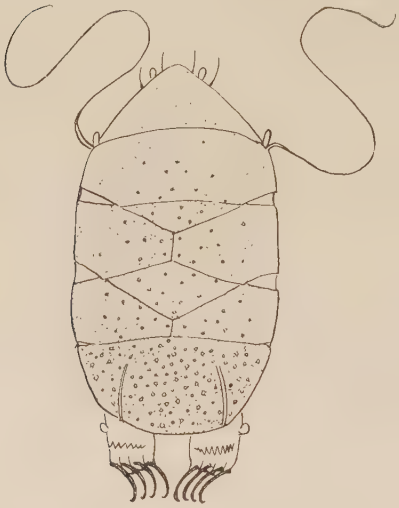


Fig. 157. *Echiniscus spec. 2.*

Fig. 158. *Echiniscus macronyx*, nach unvollkommener Mikrophotographie. (Nach 153.)

Echiniscus macronyx Richt. (Fig. 158)

1908 *Echiniscus macronyx* F. Richters 153, p. 3, tab. 1, fig. 1.
1928 *Echiniscus macronyx* E. Marcus 81, p. 52, fig. 55.

Ziemlich klein; mit schwacher Panzerung; sehr fein und dicht granuliert. Über die Platten sind Einzelheiten nicht angegeben, weshalb auch das Fehlen der Kleeblattkerben, zumal bei den engen Beziehungen der Art zu der nächstfolgenden (184, p. 217) bedeutungslos ist. Kopfanhänge wie sonst bei den Echiniscen; der Cirrus lateralis lang. Das erste Beinpaar bedornt, was in der Originalabbildung nicht zu erkennen ist; das vierte mit Dornfalte, die aus wenigen, kurzen Dornen besteht. Erstes bis drittes Beinpaar mit stark gekrümmten, 15 μ langen Krallen; die des vierten Beinpaares in sehr flachem Bogen gekrümmt, die äußeren 27 μ, die inneren 30 μ lang.

Länge 192 μ.

Vorkommen: Südgeorgien (153, p. 3).

Echiniscus viridis J. Murr. (Fig. 159)

1910 *Echiniscus viridis* J. Murray 96, p. 152, tab. 19, fig. 36a, 36b.
1928 *Echiniscus viridis* E. Marcus 81, p. 52, fig. 56.

Groß, gedrungen; Farbe der Platten olivengrün mit dunkler grünen Flecken, nicht Grübchen, oder Erhebungen, die medianen

Flecken sind die größten, die lateralen sind kleiner; die Farbe der Platten dehnt sich nicht auf die Cuticula zwischen den Platten, wohl aber auf dem vierten Beinpaar bis zur Dornfalte aus. Das Körperinnere ist wie bei den meisten Echiniscen und Pseudechiniscen rot. Begrenzungen der Platten, mit Ausnahme der dritten Schaltplatte, sehr deutlich, die dritte Schaltplatte ist undeutlich und kaum mehr als ein gefleckter, unscharf begrenzter, an den Hinterrand der dritten Rumpfplatten anschließender Bezirk. Zweite und dritte Rumpfplatten je mit drei Bändern, das vordere und hintere dunkler, das mittlere heller und mit kleineren Flecken; erste Schaltplatte von der Schulterplatte weit entfernt, der zweiten Rumpfplatte anliegend. Endplatte unfacettiert, mit Kleeblattkerben. Cirrus lateralis sehr kurz, mit großem, kegelförmigem Ansatzsockel. Beine groß und derb; auf dem ersten Beinpaar ein kleiner Dorn, am vierten basal ein stumpfer Zapfen und eine Dornfalte mit kleinen Zähnen; alle Krallen sehr groß, 25 μ lang, die inneren basal mit kurzen, dünnen Nebenhaken.

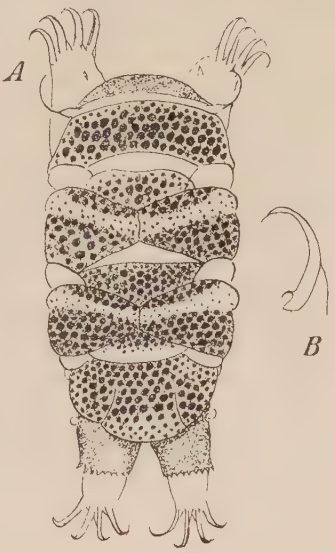


Fig. 159. *Echiniscus viridis*. A dorsal; B Innenkralle. (Nach 96.)

Länge 250 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares.

Vorkommen: Schottland, am Seenrande (96, p. 153); Sandwichinseln, Oahu, bei Honolulu (96, p. 153). Antarktisch, wie angegeben wurde (125, p. 17), ist die Art nicht.

Echiniscus sylvanus J. Murr. (Fig. 160)

1910 *Echiniscus sylvanus* J. Murray 96, p. 160, tab. 20, fig. 49.
1928 *Echiniscus sylvanus* E. Marcus 81, p. 53, fig. 57.

Groß, gelb; Skulptur aus verschieden großen, durch ungleiche Zwischenräume getrennten Punkten bestehend, die wie Poren aussehen und die Platten siebartig erscheinen lassen. Dritte Schaltplatte fehlt; erste Schaltplatte von der Schulterplatte weit getrennt; zweite Schaltplatte mit zwei durch ein glattes Querband getrennten, punktierten Partien. Jede der zweiten und dritten Rumpfplatten durch eine dem Vorderrand parallele Linie in eine schmale, vordere und eine breitere, hintere Partie geteilt, die vordere tritt wulstartig hervor und setzt sich lateralwärts fort. Endplatte mit Kleeblattkerben und drei Facetten, von denen die hintere, mediane undeutlich zweigeteilt ist. Von den Kopfanhängen tritt die Kopfpapille jederseits hervor; die Cirri mediales

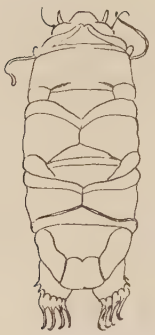


Fig. 160. *Echiniscus sylvanus*, dorsal. (Nach 96.)

sind kurz. Der Lateralcirrus (das Haar bei *a*) etwa 50 μ, dicker als sonst bei den Echiniscoiden, mit Ausnahme des *Pseudechiniscus cornutus* (vgl. S. 396), jedoch anders als dort oder bei einer anderen Art gestaltet, nämlich distal kaum verjüngt, vielmehr stumpf abgerundet endigend. Clava groß, dreieckig. Dornfalte aus wenigen (8—10) schmalen, spitzen, mit kleinen Zwischenräumen angeordneten Zähnen bestehend. Alle Krallen groß, etwa 25 μ lang, die inneren des vierten Beinpaares mit kleinen, gekrümmten Nebenhaken nahe der Basis.

Länge 275 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares.

Vorkommen: Kanada, Ontario (96, p. 161).

Echiniscus canadensis J. Murr. (Fig. 161)

1910 *Echiniscus canadensis* J. Murray 96, p. 162, tab. 20, fig. 47.
1928 *Echiniscus canadensis* E. Marcus 81, p. 54, fig. 60.

Groß, rot; dorsoventral sehr dick. Skulptur der Platten aus mittelgroßen, kreisförmigen, regelmäßig und dicht angeordneten Punkten bestehend; die wie ganz flache, an den Rändern einander berührende Granula, oft mit einem kleinen Mittelpunkt, aussehen. Dritte Schaltplatte fehlt, jede der paarigen zweiten und dritten Rumpfplatten durch eine Furche zweigeteilt; Kleeblattkerben undeutlich. Der Cirrus lateralis bei 300 μ langen Tieren etwa 75 μ lang. Dorsalanhänge: Haare über *c* von 100—150 μ Länge und manchmal ziemlich kurze Haare über *d*. Dornfalte mit dreieckigen, basal etwas voneinander getrennten Zähnen; innere Krallen mit ziemlich großen und der Krallenmitte genäherten Nebenhaken; äußere Krallen basal mit einem geraden Dorn.

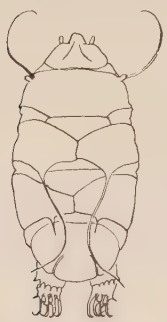


Fig. 161. *Echiniscus canadensis*, dorsal. (Nach 96.)

Länge 300 μ und mehr, ausschließlich des vierten Beinpaares. Gelege mit ein bis vier kurz-ovalen Eiern.

Vorkommen: Britisch Columbia, Vancouverinsel, Victoria (96, p. 162); Schweiz, Wallis, 2500 m [typ. Stücke und solche mit 55 μ langem Lateralhaar bei *c*] (81, p. 55).

Echiniscus spec. 3 [Spec. dub. et inquir.]

1913 *Echiniscus spec.* J. Murray 100, p. 142.
1928 *Echiniscus spec. 3* E. Marcus 81, p. 55.

Bei dieser nicht abgebildeten Art handelt es sich um eine Form mit vier kräftigen, geraden, dorsalen Stacheln auf der

hinteren Körperhälfte. Außer dem Cirrus lateralis keine lateralen Anhänge.

Vorkommen: Südafrika (100, p. 142).

Echiniscus (s. str.). *spinulosus*-Gruppe

Alle vorhandenen Körperanhänge, vom Cirrus lateralis (dem Haar bei *a*) abgesehen, sind Dornen oder Stacheln.

Echiniscus duboisi Richt. (Fig. 162)

1902 *Echiniscus Duboisi* F. Richters 135, p. 24, tab. 1, fig. 4.
1910 *Echiniscus duboisi* J. Murray 96, p. 131, tab. 17, fig. 19, 20.
1928 *Echiniscus duboisi* E. Marcus 81, p. 56, fig. 61.

Erreicht ziemliche Größe; rot. Skulptur aus dichten, verschieden großen und zwar zum Teil recht groben, grubigen Punkten bestehend. Dritte Schaltplatte mindestens durch einen skulpturierten Bezirk hinter den dritten Rumpfplatten angedeutet; die paarigen Rumpfplatten bald einheitlich skulpturiert, bald durch ein lateralwärts verbreitertes Querband in kleinere, vordere und doppelt so große, hintere Bezirke getrennt. Endplatte im allgemeinen unfacettiert, mit Kleeblattkerben, die manchmal durch ein glattes Querband verbunden sind.[1]) Lateralanhänge: der Cirrus lateralis, bei 250 μ langen Tieren 80 μ lang; die Clava langgestreckt, etwa 15 μ lang; außerdem bei *b* ein gerader, meist etwas kürzerer, bei *c*, *d*, *e* stärker caudalwärts gekrümmte Dornen, alle in nur hier vorkommender Weise mit kleinen Spitzen, manchmal auch nur mit drei bis vier etwas größeren Stacheln besetzt. Die Länge der Dornen variiert, oft ist der bei *b* der kürzeste, 25 μ lang, oder er fehlt ganz, für den bei *c* werden 46 μ, für den bei *d* 50 μ, für den bei *e* 40 μ angegeben. Dorsalanhänge: über *c* und *d* zwischen den Ecken und der Medianlinie gelegene Dornen, die gleich groß oder verschieden, die

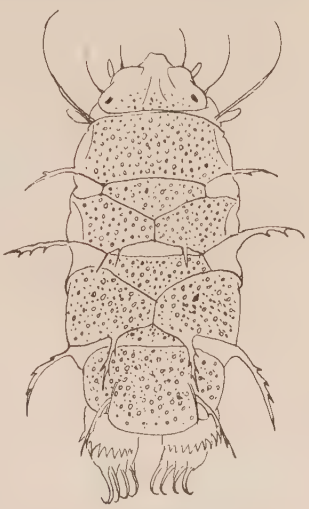


Fig. 162. *Echiniscus duboisi*, dorsal. (Nach 96.)

[1]) Auf die Angabe des Merkmals einer glatten Querverbindung der beiden Kleeblattkerben ist, wie bei dieser Art, durchweg wenig Wert zu legen. Wenn nämlich, wie es bei vielen Species der Fall ist, der caudale Lappen der Endplatte dem vorderen Plattenteil nicht in derselben Ebene, sondern basalwärts gewinkelt ansitzt, sieht man bei einer bestimmten Tubuseinstellung den optischen Schnitt der Dicke des caudalen Lappens längs der ganzen Ansatzstrecke durch zwei Linien markiert, die leicht eine oberflächliche Querverbindung der Kleeblattkerben vortäuschen können.

über *c* 12 μ, die über *d* 50 μ lang sein können. Beide können gezähnt oder ausgezackt oder auch abgeflacht und auch glatt sein; auch können nur die Dornen über *c* oder alle vier Dorsaldornen (so in der Originaldiagnose) glatt sein. Dornfalte mit schmalen und langen, spitzen, gekrümmten, basal deutlich voneinander getrennten Zähnen. Nebenhaken sollen allen Krallen fehlen, sind aber in javanischem Material an den Innenkrallen festgestellt worden (81, p. 57).

Länge bis zu 250 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares; eine zweikrallige Jugendform von 103 μ Länge gefunden; Gelege mit zwei ovalen Eiern.

Über die in der Beschreibung bereits geschilderte Variationsbreite hinaus geht eine von J. Murray beschriebene, unbenannte, kleine Form (100, p. 142, tab. 6, fig. 3). Bei dieser sind lateral außer dem Cirrus lateralis nur ein kurzer Dorn mit breiter Basis bei *c* mit nur einem Seitendorn nahe der Mitte und ein starker gekrümmter Dorn bei *e* vorhanden. Dorsal finden sich sehr kleine Dornen über *c* und starke, gesägte über *d*. Die Endplatte dieser Form ist facettiert.

Vorkommen: Java (135, p. 23); ibidem, Pangerango, 3022 m (81, p. 57); Krakatau (63, p. 60); Kapland (100, p. 142); Australien, Blaue Berge und Queensland (96, p. 132).

Echiniscus reymondi Marc. (Fig. 163)

1910 *Echiniscus spec.* J. Murray 96, p. 166, tab. 20, fig. 45.
1928 *Echiniscus reymondi* E. Marcus 81, p. 57, fig. 62.

Mittelgroß; Skulptur aus kleinen, teilweise wie Poren aussehenden Punkten bestehend, und zwar die etwas größeren dunkel, die kleineren hellleuchtend. Dritte Schaltplatte fehlt; Endplatte mit Kleeblattkerben. Lateralanhänge: bei *a* der Cirrus lateralis als geschwungenes, 70 μ langes Haar, bei *c*, *d*, *e* lange, breite Dornen von 50, 50 und 80 μ Länge. Dorsalanhänge: über *c* ein flacher, 40 μ langer Dorn und zwischen ihm und dem Lateraldorn bei *c* eine kleine Spitze am Hinterrand der zweiten Rumpfplatten. Laterale wie dorsale Dornen rauh. Dornfalte mit stumpfen Zähnen. Über die Nebenhaken der Krallen fehlen noch genauere Angaben.

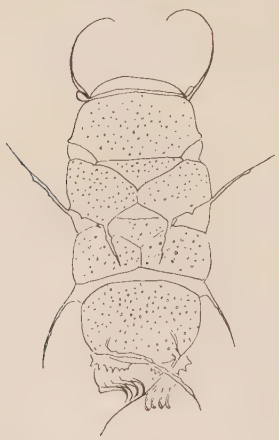


Fig. 163. *Echiniscus reymondi*, dorsal. (Nach 96.)

Länge 212 μ.

Obgleich die Species bisher nur in einem Exemplar bekannt geworden ist, erscheint sie, namentlich durch die gerauhten Lateral- und Dorsaldornen, so deutlich von allen anderen *Echiniscus*-Arten verschieden, daß sie als selbständige Species gelten kann.

Vorkommen: Britisch Columbia, Vancouverinsel, Victoria (96, p. 166).

Echiniscus baius Marc. (Fig. 164)

1928 *Echiniscus baius* E. Marcus 81, p. 58, fig. 62a.

Klein; rosa, Augenpigment ziegelrot. Skulptur eine grobe, mäßig dichte, unregelmäßige Punktierung, die auf jeder der zweiten und dritten Rumpfplatten durch eine skulpturfreie, etwas rostral von der Mitte gelegene Binde unterbrochen ist. Erste und zweite Schaltplatte im rostralen Drittel skulpturfrei; dritte Schaltplatte deutlich ausgebildet, den Raum zwischen den dritten Rumpfplatten und der Endplatte vollständig ausfüllend. Endplatte unfacettiert, mit Kleeblattkerben. Kopfanhänge ohne Besonderheiten; der Cirrus lateralis (das Haar bei *a* der Autoren) etwa 20 μ lang, an sonstigen Körperanhängen bei 39 Indidividuen (37 von Java, 2 von Lombok) nur ein maximal 14 μ langer Lateraldorn bei *e* vorhanden, der einseitig oder an beiden Körperseiten an der Spitze gegabelt sein kann, wie das bei vielen Anhängen der Echiniscen und Pseudechiniscen vorkommt. Bei einem der im ganzen drei von Lombok stammenden Tiere (100 μ lang) findet sich außerdem noch je ein 6 μ langer Dorsaldorn über *d*. Dornfalte mit kurzen, spitzen Zähnen; Innenkrallen mit Nebenhaken.

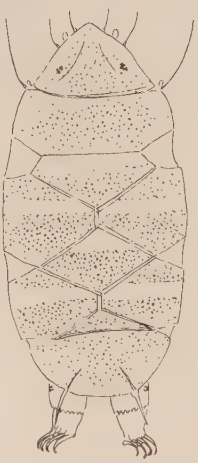


Fig. 164. *Echiniscus baius*, dorsal. (Nach 81.)

Länge 90—155 μ ausschließlich der Beine, und zwar 36 vierkrallige (100—155 μ), unter denen sich das Stück mit dem Dorsaldorn über *d* befindet, und vier zweikrallige (90—120 μ), von denen die 90 und 100 μ messenden außer dem Cirrus lateralis keine Anhänge besitzen, während das 120 μ lange zweikrallige Individuum den Lateraldorn bei *e* aufweist. Breite 55—80 μ; der Dorn bei *e* 6—14 μ. Gelege nicht gefunden.

Die Abgrenzung einer *Echiniscus*-Art ist so lange mißlich, als nicht eine Cuticula mit Gelege vorliegt, aus der die volle Zahl der Anhänge adulter Tiere zu ersehen ist. Freilich bleibt auch dann noch zu bedenken, daß auch Individuen mit noch nicht der gesamten Zahl von Körperanhängen Eier ablegen, und daß an der alten, das Gelege umhüllenden Cuticula die Anhänge gelegentlich zum Teil abgebrochen sein können. Trotzdem dürfte *E. baius* eine sichere neue Art sein, da in einem großen, der Originaldiagose zugrunde liegenden einheitlichen Material Skulpturierungs- und Bedornungsverhältnisse sich finden, die mit keiner bisher beschriebenen *Echiniscus*-Art übereinstimmen. *Echiniscus spec. 4* und *E. spec. 5* haben beide keine dritte

Schaltplatte und keine unskulpturierten Transversalbänder auf den Rumpfplatten. Innerhalb der *Echiniscus biunguis*-Gruppe (vgl. S. 382—385), an die man bei der geringen Zahl von Körperanhängen für *Echiniscus baius* denken könnte, kommen als ähnliche Arten mit dritter Schaltplatte nur *Echiniscus spec. 34* und *Echiniscus inermis* in Frage, beide mit Haaren bei *e* und ohne skulpturfreie Mittelbänder auf den Rumpfplatten. Außerdem besitzt die erste Art dorsale Körperanhänge und eine facettierte Endplatte, die zweite, die eine zweikrallige Jugendform von *Echiniscus testudo* (vgl. S. 371) sein dürfte, hat ein die Kleeblattkerben verbindendes skulpturfreies Querband, freilich ein Merkmal von geringer Bedeutung (vgl. S. 325, Anm.).

Vorkommen: Java, Pangerango, 3022 m; Ost-Lombok, Poessoek, 1600 m (81, p. 59).

Echiniscus spec. 4 [Jugendform] (Fig. 165)

1910 *Echiniscus spec.-larva* 96, p. 135, tab. 17, fig. 23.
1928 *Echiniscus spec. 4* E. Marcus 81, p. 59, fig. 63.

Klein; Skulptur einheitlich aus mittelgroßen, anscheinend als Körnchen ausgebildeten, sehr regelmäßig angeordneten Punkten bestehend. Dritte Schaltplatte fehlt; Kleeblattkerben nicht zu sehen, aber nach den Dornen bei *e* zu urteilen, vorhanden. Lateralanhänge: ein 39 μ langer Cirrus lateralis und ein 18 μ langer, gebogener Dorn bei *e*. Dorsal über *d* ein kurzer, gekrümmter Dorn (8 μ). Dornfalte mit kleinen, dreieckigen Zähnen, die beiden Krallen des vierten Beinpaares mit großen, krummen Nebenhaken.

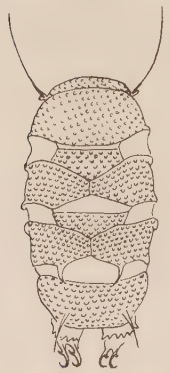


Fig. 165. *Echiniscus spec. 4*, dorsal. (Nach 96.)

Länge dieser zweikralligen Jugendform 120 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares.

Vielleicht wird diese Jugendform durch die möglicherweise mehr Anhänge besitzenden, ausgewachsenen Tiere in eine ganz andere *Echiniscus* (s. str.)-Gruppe verwiesen werden; derzeit muß sie, um für weitere Forschung überhaupt verwertbar zu bleiben, an dieser Stelle provisorisch eingeordnet werden.

Vorkommen: Australien, Queensland (96, p. 135).

Echiniscus spec. 5 [vielleicht Jugendform] (Fig. 166)

1910 *Echiniscus spec.* J. Murray 96, p. 154, tab. 19, fig. 37.
1928 *Echiniscus spec. 5* E. Marcus 81, p. 59, fig. 64.

Klein; fein und regelmäßig punktiert. Dritte Schaltplatte fehlt. Kleeblattkerben deutlich. Lateralanhänge: bei *a* der Cirrus lateralis von 50 μ Länge und bei *e* ein krummer, 12 μ langer Dorn, der manchmal fehlt. Dorsal über *d* ein kurzer, gebogener Dorn (6 μ). Dornfalte

mit kleinen, stumpfen Zähnen; keine Nebenhaken an den inneren Krallen.

Länge 125 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares.

Der Autor hält die gefundenen, freilich vierkralligen Tiere für noch nicht ausgewachsen.

Vorkommen: Sandwichinseln, Oahu (96, p. 154).

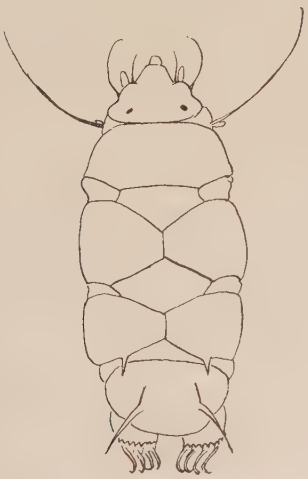


Fig. 166. *Echiniscus spec. 5*, dorsal. (Nach 96.)

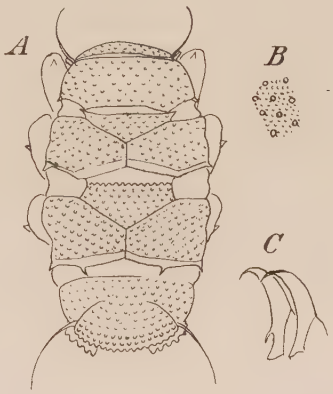


Fig. 167. *Echiniscus perarmatus*. A dorsal; B Plattenskulptur; C Außen- und Innenkralle. (Nach 95.)

Echiniscus perarmatus J. Murray (Fig. 167)

1907 *Echiniscus perarmatus* J. Murray 95, p. 519, tab. 17, fig. 4—4b [Figurbezeichnung der Tafel.]

1928 *Echiniscus perarmatus* E. Marcus 81, p. 59, fig. 65.

Ziemlich groß; Skulptur aus groben, regelmäßig angeordneten und sehr feinen, hellleuchtenden Punkten bestehend. Die groben erscheinen auf der Endplatte als Papillen, am Vorderrand der zweiten Schaltplatte als Grübchen. Dritte Schaltplatte fehlt; Endplatte mit Kleeblattkerben. Am Hinterrand der zweiten und dritten Rumpfplatten ein breiter, skulpturfreier Streifen, wie ihn kein anderer *Echiniscus* sonst hat. Lateralanhänge: der Cirrus lateralis kurz, geschwungen; bei *b*, *c*, *d* ganz kleine Dornen, bei *e* ein den Cirrus lateralis an Länge übertreffender, gebogener Dorn. Dorsal über *d* am Hinterrand der dritten Rumpfplatten je ein ganz kurzer Dorn. Auf dem ersten und auch dem zweiten und dritten Bein je ein kleiner Stachel, was bei keinem anderen *Echiniscus* vorkommt. Dornfalte mit länglichen, stumpf endigenden Zähnen; innere Krallen mit kleinen Nebenhaken.

Länge 260 μ, zweikrallige Jugendformen 96 μ, mit allen Anhängen der Erwachsenen, nur der Lateraldorn bei *e* kürzer. Gelege mit zwei bis drei roten, ovalen, 66 μ langen Eiern.

Vorkommen: Kapland (95, p. 520); Sandwichinseln, Oahu [Identifizierung unsicher] (96, p. 154).

Echiniscus spinulosus (Doy.) (Fig. 168)

1840 *Emydium spinulosum* L. Doyère 27, p. 281, tab. 12, fig. 9 u. 10 [= eine Figur].
1910 *Echiniscus spinulosus* J. Murray 96, p. 153, tab. 19, fig. 38.
1928 *Echiniscus spinulosus* E. Marcus 81, p. 60, fig. 66.

Mittelgroß; Skulptur aus großen und kleinen, mit unregelmäßigen Zwischenräumen angeordneten Punkten bestehend, die wie Poren aussehen. Dritte Schaltplatte fehlt. Zweite und dritte Rumpfplatten, jedenfalls nach der modernen Diagnose, mit einem breiten, skulpturfreien Transversalband, das einen skulpturierten, sowohl rostro-caudal schmalen, wie auch lateral nicht bis zur Plattengrenze ausgedehnten vorderen und einen mehr als die Hälfte der ganzen Platte einnehmenden hinteren Teil scheidet. Am Hinterrand der zweiten Rumpfplatten, also vor der zweiten Schaltplatte und von ihr durch einen skulpturfreien Querstreifen gesondert, befindet sich ein schmaler, skulpturierter Streifen und ein ebensolcher, der nicht als dritte Schaltplatte bezeichnet werden kann, hinter den dritten Rumpfplatten. Endplatte mit Kleeblattkerben und Facetten, von denen die hinterste, mediane undeutlich zweigeteilt ist. Kopfanhänge ziemlich lang, der Cirrus lateralis relativ kurz, bei *b*, *c*, *d*, *e* ganz kurze Stacheln. Dorsalanhänge über *c* und *d* in der Größe variabel, wie bei dem verwandten *Echiniscus duboisi* (vgl. S. 325), bald an beiden Stellen kleine Stacheln, nicht größer als die lateralen, bald mittelgroße, bald sehr lange, starke Dornen. Dornfalte mit kurzen, dreieckigen Zähnen. Die gekrümmten Nebenhaken ziemlich groß und in einiger Entfernung von der Krallenbasis, also der Krallenmitte genähert, ansitzend.

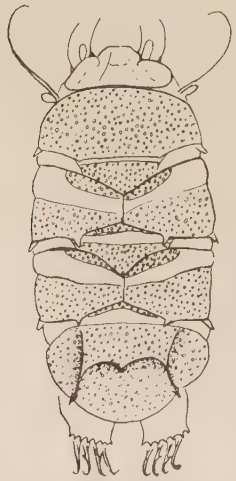


Fig. 168. *Echiniscus spinulosus*, dorsal. (Nach 96.)

Länge 250 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares, Doyère (27, p. 281) gibt bis zu 350 μ an. Gelege mit zwei bis drei ovalen Eiern.

Vorkommen: Spitzbergen (167, p. 192); Schweiz, bei Basel (125, p. 12); Frankreich, bei Paris (27, p. 281); Sandwichinseln, Oahu (96, p. 153).

Echiniscus spiniger Richt. (Fig. 169)

1904 *Echiniscus spiniger* F. Richters 141, p. 349.
1910 *Echiniscus spiniger* J. Murray 96, p. 131, tab. 17, fig. 24.
1928 *Echiniscus spiniger* E. Marcus 81, p. 60, fig. 67.

Groß; Skulptur aus sehr feinen, hellleuchtenden Punkten bestehend; dritte Schaltplatte fehlt; Endplatte mit Kleeblattkerben und Facetten, deren caudaler, medianer Teil undeutlich zweigeteilt ist. Lateralanhänge: der Cirrus lateralis, also bei *a*, als Haar, die Anhänge bei *b*, *c*, *d*, *e* als Dornen von ungefähr gleicher, und zwar 30—36 μ betragender Länge ausgebildet, so in der Originaldiagnose. Oder der Dorn bei *b* ist kürzer, 8—10 μ lang; bei den Stücken von Sumatra fehlt er. Die manchmal fehlenden Dorsalanhänge über *c* und *d* von variabler Länge, bei den zuerst beschriebenen Stücken über *c* 51 μ lange Haare, über *d* gekrümmte Dornen von 48 μ Länge oder an beiden Stellen 10—15 μ lange Dornen. Dornfalte vorhanden, mit stumpfen Zähnen; die inneren Krallen des vierten Beinpaares mit sehr kräftigen, basalwärts gerichteten Nebenhaken, die ähnlich wie bei *Echiniscus* (*Hypechiniscus*) *gladiator* (vgl. S. 311), also weiter als gewöhnlich, von der Krallenbasis entfernt sitzen.

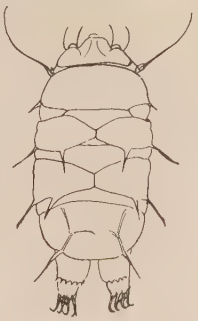


Fig. 169. *Echiniscus spiniger*, dorsal. (Nach 96.)

Länge 320 μ.

Vorkommen: Gotland (141, p. 349); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (120, p. 8); Ost-Sumatra bei Medan (81, p. 61); Australien, Queensland (96, p. 131); Südamerika, Colombia (59, p. 719).

Echiniscus pusae Marc. (Fig. 170)

1907 *Echiniscus spec.* J. Murray 95, p. 521, tab. 17, fig. 1, 1a [Figurenbezeichnung der Tafel].
1927 *Echiniscus spec. 6* E. Marcus in litt., vgl. 81, p. 61.[1])
1928 *Echiniscus pusae* E. Marcus 81, p. 61, fig. 68.

Klein; gelb bis orange; Skulptur aus sehr großen, dicht angeordneten Punkten bestehend, die undeutlich polygonale, weil wabenartig aneinanderstoßende Gruben sind. Erste und zweite Schaltplatte quergeteilt, aber die Dorsalintersegmentplatten unskulpturiert und ohne

[1]) Bevor mir das Material von Lombok die Vervollständigung der Diagnose und die Benennung dieser Art ermöglicht hatte, war sie in litt. als *Echiniscus spec. 6* gezählt worden. Es wäre im Interesse eindeutiger Synonymie wünschenswert, wenn auch in Zukunft die Zahlen wie gültige Namen behandelt werden würden, d. h. wenn die Autoren auch dann nicht ehemals verwendete Zahlen zur vorläufigen Kennzeichnung neuer Arten innerhalb derselben Gattung benutzen würden, wenn die alten Zahlen durch Vervollständigung der betreffenden Diagnosen und Benennung nicht mehr als Artzahlen existieren.

deutliche Begrenzung; dritte Schaltplatte fehlt. Endplatte facettiert, mit Kleeblattkerben. Cirrus lateralis haarförmig, bei *b*, *c*, *d*, *e* kurze Lateraldornen. Von diesen kann der Dorn bei *b* fehlen, wie das die von Murray (l. c.) beschriebenen und die meisten Stücke meines Materials zeigen. Dorsal über *c* und *d* Dornen an den Plattenhinterecken. Dornfalte mit kurzen, breiten, spitz endigenden, basal einander berührenden Zähnen; innere Krallen mit Nebenhaken.

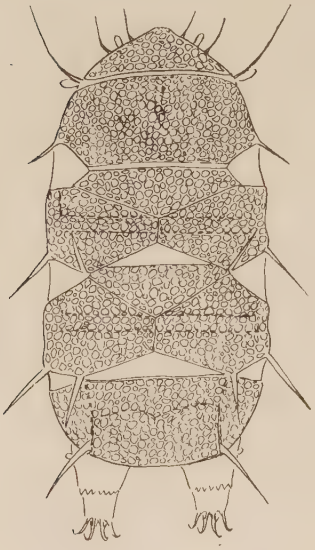


Fig. 170. *Echiniscus pusae*, dorsal. (Nach 81.)

Länge vierkralliger Stücke 120—150 μ; Krallen 13—15 μ lang.

Nachdem J. Murray bereits betont hatte, daß die Skulpturierung der Platten diese Art von *Echiniscus crassispinosus* (s. unten) trennt, ermöglichte indomalayisches Material die Vervollständigung der Diagnose dieser Species. Sie ist als selbständige Art zu erkennen und daher wegen der Ähnlichkeit der Skulptur der Dorsalseite mit den Fellringeln der Ringelrobbe entsprechend benannt worden.

Vorkommen: Kapland (95, p. 521); Ost-Lombok, Gebirgsregenwald am Poessoek, 1600 m (81, p. 62).

Echiniscus crassispinosus J. Murr. (Fig. 171)

1907 *Echiniscus crassispinosus* J. Murray 95, p. 521; tab. 18, fig. 10, 10a [Figurbezeichnung der Tafel].

1928 *Echiniscus crassispinosus* E. Marcus 81, p. 62, fig. 69.

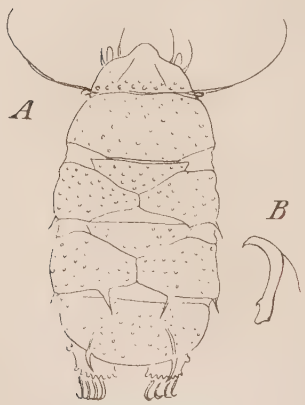


Fig. 171. *Echiniscus crassispinosus*. A dorsal; B Innenkralle. (Nach 95.)

Ziemlich groß; rot; Skulptur aus zweierlei Punkten bestehend, großen, von verschiedenem Durchmesser, in weiten Abständen irregulär angeordneten und kleinen, hellleuchtenden überall dicht dazwischen. Dritte Schaltplatte fehlt; Endplatte mit Kleeblattkerben. Kopfanhänge kurz; der Cirrus lateralis ein sehr langes Haar, breitgeschweift, in der Originaldiagnose passend mit den Hörnern von schottischen Hochlandsrindern verglichen; bei *c*, *d*, *e* kurze Dornen; dorsal über *d*, der Medianlinie genähert, je ein breiter, flacher Dorn. Am vierten Beinpaar basal ein stumpfer

Zapfen. Dornfalte mit stumpfen Fortsätzen. Von den ziemlich breiten Krallen tragen die inneren basal sehr kleine, gekrümmte Nebenhaken.

Länge 260 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares.

Vorkommen: Kapland (95, p. 521).

Echiniscus crassispinosus J. Murr. forma *fasciatus* Marc. (Fig. 172)

1913 *Echiniscus crassispinosus* var. J. Murray 100, p. 138, tab. 6, fig. 2a, 2b.

1928 *Echiniscus crassispinosus* f. *fasciatus* E. Marcus 81, p. 62, fig. 70.

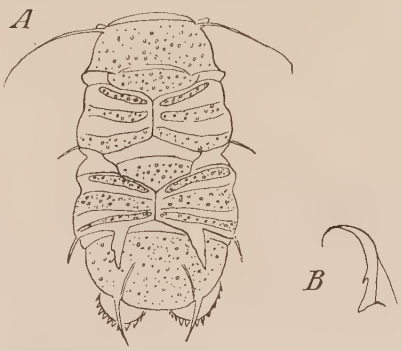


Fig. 172. *Echiniscus crassispinosus* f. *fasciatus*. A dorsal; B Innenkralle. (Nach 100.)

Diese Form unterscheidet sich habituell weitgehend vom Typus. Die Skulptur jeder zweiten und dritten Rumpfplatte ist durch zwei glatte Transversalbänder in drei Streifen aufgelöst. Außerdem ist die Dornfalte der forma *fasciatus* deutlich spitzzähnig.

Vorkommen: Britisch Ostafrika (100, p. 138).

Echiniscus spec. 7 [Spec. dub. et. inquir.]

1908 *Echiniscus spec.* F. Richters 152, p. 24.

1928 *Echiniscus spec. 7* E. Marcus 81, p. 62.

In die *Echiniscus*-Gruppe mit lateralen Dornen bei *c*, *d*, *e* gehört auch eine an genannter Stelle publizierte Art, deren sonstige Charaktere nicht bekannt sind.

Vorkommen: Sumatra (152, p. 24).

Echiniscus spec. 8 [Spec. inquir.] (Fig. 173)

1914 *Echiniscus spec.* F. Heinis 59, p. 720, fig. 45.

1928 *Echiniscus spec. 8* E. Marcus 81, p. 63, fig. 71.

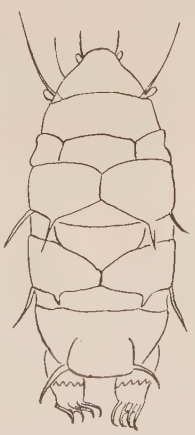


Fig. 173. *Echiniscus spec. 8*, dorsal. (Nach 59.)

Skulptur der Platten aus leichter Körnelung bestehend. Dritte Schaltplatte vorhanden, wenn auch in der Figur nicht zu erkennen, da ihre laterale Begrenzung offenbar parallel mit den Dorsaldornen über *d* verläuft. Cirrus lateralis als Haar, die Lateralanhänge bei *c*, *d*, *e* als Dornen ausgebildet. Dorsal über *c* jederseits ein langer, kräftiger Dorn, über *d* je ein

kurzer mit breiter Basis. Dornfalte und basalwärts gekrümmte Nebenhaken an den Innenkrallen vorhanden.

Die lateralen Anhänge der Art ähneln denen der *Echiniscus spec. 24* (vgl. S. 363), die freilich bei *c*, *d*, *e* laterale Haare aufweist und keine dritte Schaltplatte besitzt. Die weite Trennung solcher vielleicht in nahen Beziehungen zueinander stehender Arten war bei der hier nach Murray's Vorbild (97, p. 191ff.) vorgenommenen, zurzeit noch nicht durch ein natürliches System ersetzbaren Gruppeneinteilung der *Echiniscus* (s. str.) unvermeidlich.

Vorkommen: Südamerika, Colombia (59, p. 720).

Echiniscus fischeri Richt. [Spec. inquir.] (Fig. 173a)

1911 *Echiniscus fischeri* F. Richters 158, p. 275, fig. 2.
1928 *Pseudechiniscus fischeri* E. Marcus 81, p. 109, fig. 124.

Groß; ohne Augenpigment; die kräftigen Platten grob und ziemlich locker granuliert. Cirrus lateralis ein 40 μ langes Haar; je ein kurzer, kräftiger Dorn bei *c* und *d* und angeblich lateral zwischen Pseudosegment- und Endplatte. Dorsal über *c* und *d* kurze, kräftige Dornen. Dornfalte vorhanden, in der Ausbildung individuell variabel, entweder nur etwa fünf gröbere oder eine größere Zahl kleinerer Dornen. Alle Krallen ohne Nebenhaken.

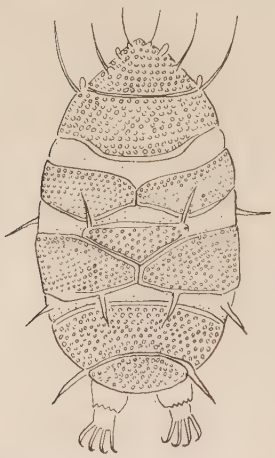


Fig. 173a. *Echiniscus fischeri*, dorsal. (Nach 158.)

Länge 264 μ.

Die Position des letzten Lateraldornes ist sehr ungewöhnlich und kommt außer bei dieser Art nur bei den zweifelhaften *Pseudechiniscus victor* (vgl. S. 394) und *E. creplini* (vgl. S. 350) vor. Ich bin geneigt, die Ansatzstelle dieser Dornen für die Kleeblattkerbe und die angebliche Trennung der Pseudosegment- und Endplatte für eine skulpturfreie Querverbindung der Kleeblattkerben zu halten und die Art nicht wie früher bei *Pseudechiniscus*, sondern bei *Echiniscus* einzuordnen. Heinis (59, p. 719) bestätigt, ohne freilich auf die eigenartige Stellung des letzten Lateraldornes einzugehen, daß Pseudosegment- und Endplatte getrennt seien, sodaß man hiernach die Species bei *Pseudechiniscus* einordnen müßte. Nach J. Murray's Darstellung (101, p. 29) handelt es sich bei der angeblichen Trennung von Pseudosegment- und Endplatte in Richters' Abbildung (158, fig. 2) um die gewöhnlich in Richters' Zeichnungen fehlerhaft dargestellte Querverbindung der Kleeblattkerben (vgl. S. 325, Anm.). Leider unterläßt Murray es aber,

ausdrücklich zu konstatieren, daß Pseudosegment- und Endplatte bei *E. fischeri* nicht getrennt sind. Da er aber in der genannten Arbeit *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* bereits unterscheidet (101, p. 28) und *Echiniscus fischeri* nicht als *Pseudechiniscus* bezeichnet, wird er auch hier als *Echiniscus* aufgeführt.

Vorkommen: Südamerika, Colombia (59, p. 719); Bolivia, 1000 bis 2000 m (101, p. 28, 29); Paraguay (158, p. 275).

Echiniscus calcaratus Richt. (Fig. 174)

1908 *Echiniscus calcaratus* F. Richters 152, p. 15, tab. 1, fig. 1.
1928 *Echiniscus calcaratus* E. Marcus 81, p. 63, fig. 72.

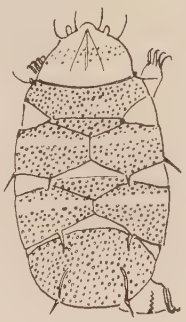


Fig. 174. *Echiniscus calcaratus*, dorsal. (Nach 152.)

Kaum mittelgroß; grob und wenig dicht granuliert. Dritte Schaltplatte fehlt; Endplatte mit Kleeblattkerben. Cirrus lateralis haarförmig, lateral bei *c* ein kurzer, gerader und bei *e* ein kurzer Dorn; dorsal je ein kurzer Dorn über *c* und je ein etwas längerer über *d*. Dornfalte vorhanden, mit etwa acht Zähnen. Krallen ohne Nebenhaken.

Länge 192 μ.

Vorkommen: Ascension (152, p. 15).

Echiniscus bisetosus Heinis (Fig. 175)

1908 *Echiniscus bisetosus* F. Heinis 53, p. 634, Textfig.
? 1910 *Echiniscus bisetosus* J. Murray 96, p. 164, tab. 20, fig. 50.
1928 *Echiniscus bisetosus* E. Marcus 81, p. 63, fig. 73.

Mittel- bis sehr groß; Platten dicht und regelmäßig granuliert. Dritte Schaltplatte fehlt; Endplatte, nach der Abbildung zu urteilen, ohne Kleeblattkerben, dagegen ein als fraglich zu dieser Art gestelltes nordamerikanisches Stück (96, l. c.) mit Kleeblattkerben. Cirrus lateralis haarförmig, bei *c* ein kurzer Lateraldorn und eine winzige Lateralspitze bei *d*. Dorsal über *c* ein den Cirrus lateralis an Länge übertreffendes Haar, das weit von der Medianlinie entfernt und dem Lateraldorn bei *c* genähert sitzt; ebenso weit lateralwärts sitzen die kurzen Dorsaldornen über *d*. Dornfalte vorhanden; an den inneren Krallen des vierten Beinpaares kurze, gebogene Nebenhaken.

Länge 214 bis über 300 μ; Gelege mit 4—5 rotbraunen Eiern.

Das Fehlen der Kleeblattkerben stellt ein sehr auffallendes Merkmal dar, das freilich bei schwacher Ausbildung der Kerben und für ihre Betrachtung ungünstig liegenden Präparaten auch vorgetäuscht sein kann. Die Art ähnelt dem *Echiniscus aculeatus* (s. u.), soweit man diese nicht abgebildete Art überhaupt beurteilen kann; Thulin (184,

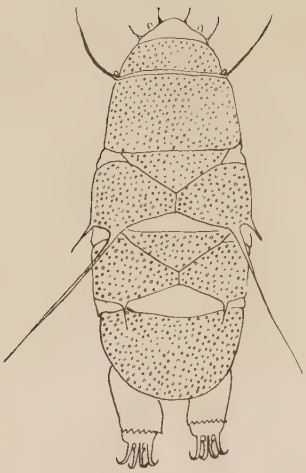


Fig. 175. *Echiniscus bisetosus*, dorsal. (Nach 53.)

p. 217) hält beide Arten für identisch. Auch die hier auf Grund ihres lateralen Haares bei *c* weit von *Echiniscus bisetosus* getrennte *Echiniscus spec. 36* (vgl. S. 384) steht der Art sehr nahe. Die Beziehungen zu *Echiniscus canadensis* (vgl. S. 324), die Murray (96, p. 164) betonte, betreffen das typische Material weniger, als sein bereits oben erwähntes, bezüglich der Identifizierung etwas unsicheres Stück.

Vorkommen: Schweizer Jura, bis 400 m (53, p. 634; 56, p. 31, 43, 44); Frankreich (125, p. 13); Britisch Columbia, Vancouverinsel, Victoria (96, p. 164 — Identifizierung nicht ganz sicher).

Echiniscus aculeatus Plate [Spec. dub. et. inquir.]

1889 *Echiniscus aculeatus* L. Plate 109, p. 532.
1928 *Echiniscus aculeatus* E. Marcus 81, p. 64.

Groß; Cirrus lateralis ein langes Haar, lateral bei *c* ein Doppeldorn, d. h. ein Dorn, an dessen Basis noch ein anderer, etwas kleinerer sitzt. Dorsal je ein langes Haar über *c* und je ein kurzer Dorn über *d*.

Länge 283 μ.

Die Bedornung der Art ist zwar zu ihrer Charakterisierung ausreichend, aber die Diagnose ist hinsichtlich der übrigen Merkmale so unvollständig, daß kein späterer Autor in seinem Material diese, noch dazu niemals abgebildete Art wiedererkannt hat. Nur bei J. Murray (85, p. 688) findet sich ein Hinweis auf Plate's Species bei Beschreibung der bei der vorigen Art erwähnten *Echiniscus spec. 36* (vgl. S. 384), deren Lateralanhang bei *c* freilich ein langes Haar ist. Thulin hält *E. bisetosus* für identisch mit *E. aculeatus* (184, p. 217); und nimmt auf Grund der nahen Verwandtschaft beider Arten mit *E. canadensis* an, daß beide Kleeblattkerben besitzen.

Vorkommen: Marburg (109, p. 532).

Echiniscus spec. 9 [Spec. inquir.] (Fig. 176)

1910 *Echiniscus spec.* J. Murray 96, p. 135, tab. 16, fig. 16.
1928 *Echiniscus spec. 9* E. Marcus 81, p. 64, fig. 74.

Mittelgroß; rot. Skulptur aus mäßig großen, regelmäßig angeordneten Punkten bestehend. Dritte Schaltplatte fehlt; Endplatte mit Kleeblattkerben. Cirrus lateralis ein Haar von 50 μ Länge und ein

ebenso langer, kräftig gekrümmter Dorn bei *d*. Dorsal über *c* je ein stark gebogener Dorn. Dornfalte gezähnt, mit nur wenigen, in weitem Abstand voneinander stehenden, kleinen Spitzen. Innere Krallen mit ziemlich kräftig gekrümmten Nebenhaken.

Länge 200 μ, ausschließlich der Beine.

Vielleicht handelt es sich bei dieser Form um das zu einer großen Art gehörige, noch nicht alle Anhänge besitzende Jugendstadium (96, p. 135).

Vorkommen: Australien, australische Alpen, 1700—2000 m (96, p. 135).

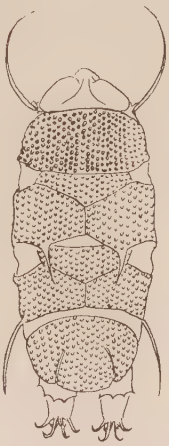


Fig. 176. *Echiniscus spec. 9*, dorsal. (Nach 96.)

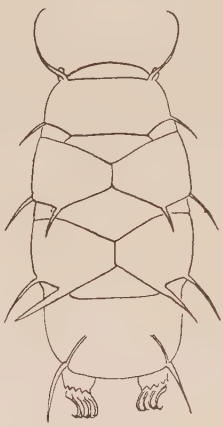


Fig. 177. *Echiniscus spec. 38*, dorsal. (Nach 101.)

Echiniscus spec. 38 [Spec. inquir.] (Fig. 177)

1913 *Echiniscus spec.* J. Murray 101, p. 29, fig. 14.

Rot; undeutlich skulpturiert; dritte Schaltplatte vorhanden. Das Haar bei *a* mittellang, lateral bei *b* und *c* gebogene Dornen von mäßiger Länge, bei *d* und *e* längere, derbe, gebogene Dornen. Dorsalanhänge: über *c* ein kleiner, gekrümmter, über *d* ein breiter, gekrümmter, sehr schräg nach außen gerichteter Dorn. Dornfalte vorhanden.

Die offensichtlich alle Anhänge besitzende Art steht, wenn man den Vergleich auf die Arten der *E. spinulosus*-Gruppe beschränkt, völlig isoliert da. Von den Arten mit lateralen Haaren kommen ihr vielleicht *Echiniscus simba* (vgl. S. 346) und *E. rugospinosus* (vgl. S. 348), beide Arten ohne dritte Schaltplatte, am nächsten. Eine eigene Benennung der Art würde gerechtfertigt erscheinen.

Vorkommen: Peru oder Bolivia, ohne nähere Angabe (101, p. 29).

Echiniscus spec. 39 [Spec. inquir.] (Fig. 178)

1913 *Echiniscus spec.* J. Murray 101, p. 29, fig. 15.

Wahrscheinlich mit dritter Schaltplatte; Cirrus lateralis mittellang; lateral bei *b*, *c*, *d* feine, leicht gebogene, von Papillen entspringende, mittellange Dornen, bei *e* breite, kräftig geschwungene Dornen. Dorsal über *c* kurze Dornen und kräftige, gerade Dornen über *d*. Endplatte nach den Anhängen bei *e* und der Bezugnahme Murray's auf *E. siegristi* (vgl. S. 373) zu urteilen, mit Kleeblattkerben; außerdem mit deutlichen Facetten. Dornfalte vorhanden.

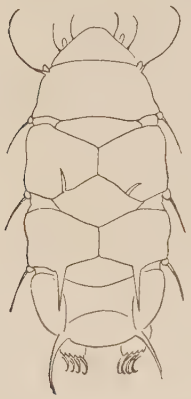


Fig. 178. *Echiniscus spec. 39*, dorsal. (Nach 101.)

Der Vergleich der Art mit *E. siegristi*, der vollständig andere Bedornung, keine dritte Schaltplatte und keine Facetten besitzt, erscheint mir nicht sehr passend. Eher würde man die Art vielleicht mit *E. rugospinosus* (vgl. S. 348) vergleichen können, dessen Lateralanhänge gleichfalls von kleinen Papillen entspringen. Freilich hat *E. rugospinosus* weder eine dritte Schaltplatte noch Facetten. Die gleichen Charaktere hindern eine Vereinigung der *E. spec. 39* mit *E. spec. 10* (vgl. S. 344); vielleicht stellt *E. spec. 39* eine Form des in seiner Bedornung ja sehr variablen *E. columinis* dar.

Vorkommen: Bolivia, ohne nähere Angabe (101, p. 29).

Echiniscus africanus J. Murr. (Fig. 179)

1907 *Echiniscus africanus* J. Murray 95, p. 518, tab. 17, fig. 2, 2a [Figurbezeichnung der Tafel].
1913 *Echiniscus africanus* J. Murray 100, p. 141, tab. 6, fig. 1a—1c.
1928 *Echiniscus africanus* E. Marcus 81, p. 64, fig. 75.

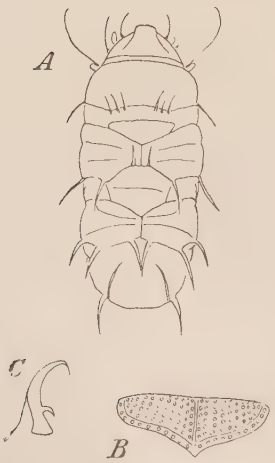


Fig. 179. *Echiniscus africanus.* A dorsal; B zweite Schaltplatte; C Innenkralle. (Nach 100.)

Kaum mittelgroß; Skulptur aus regelmäßig angeordneten, als große Vertiefungen erscheinenden Punkten bestehend. Die erste Schaltplatte mit deutlichen, fast quadratischen Skulpturierungen am hinteren Rand. Zweite Schaltplatte in der Medianlinie, also vertikal, durch einen schmalen, glatten Streifen zweigeteilt. Dritte Schaltplatte vorhanden. Endplatte mit Kleeblattkerben. Zweite und dritte Rumpfplatten durch undeutlich geschwungene, von der Skulptur überbrückte Transversalfurchen je in drei Teile geteilt. Der Cirrus lateralis ein mäßig langes Haar, bei *b*, *c*, *d*

gekrümmte Lateraldornen, von denen der bei *b* dünner ist als die übrigen; er fehlt vierkralligen, 150 μ langen Tieren. Dorsal jederseits drei dünne, spitzige, gekrümmte Dornen zwischen Hinterrand der Schulter- und Vorderrand der ersten Schaltplatte; ferner an jeder Hinterecke der paarigen Rumpfplatten, also dorsolateral über *c* und *d*, je ein stärkerer, gekrümmter und spitzer Dorn und dorsomedian über *c* und *d*, nahe der Medianlinie, je ein weiteres Dornenpaar, ähnlich wie die dorsolateralen gestaltet, aber bei jugendlichen Tieren sehr viel kürzer als der an der Hinterecke. Die neben der Medianlinie sitzenden Dorsaldornen der linken und rechten paarigen Rumpfplatten überschneiden sich scherenartig. Dornfalte mit scharfen Zähnen; innere Krallen nahe der Basis mit kleinen Nebenhaken.

Länge 200 μ.

Die Art steht dem *Echiniscus lapponicus* (vgl. S. 341) nahe, dessen unterscheidende, seine Selbständigkeit sichernde Charaktere dort genannt werden.

Vorkommen: Nord-Transvaal (100, p. 141); Kapland (95, p. 518).

Echiniscus (s. str.) *scrofa*-Gruppe

An allen fünf für Lateralanhänge in Frage kommenden Stellen (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*) sind Lateralanhänge vorhanden.[1])

Echiniscus oihonnae Richt. (Fig. 180, 388)

1903 *Echiniscus Oihonnae* F. Richters 136, p. 172.
1904 *Echiniscus oihonnae* F. Richters 140, p. 499, tab. 15, fig. 4.
1910 *Echiniscus oihonnae* J. Murray 96, p. 132, 163, tab. 17, fig. 21, tab. 20, fig. 48.
1928 *Echiniscus oihonnae* E. Marcus 81, p. 67, fig. 76.

Groß; rot, alte Individuen tiefbraun; Skulptur aus grubigen Punkten von regelmäßiger Größe und Anordnung bestehend oder aus porenartigen, durch große Abstände getrennten Punkten. Dritte Schaltplatte fehlt. Endplatte mit Kleeblattkerben, deren skulpturfreie Querverbindung nicht konstant ist. Das Gleiche gilt von der Facettierung der Endplatte und einer undeutlichen Zweiteilung des caudalen Lappens dieser Platte. Kopfanhänge groß, Stilettträger vorhanden. Lateralanhänge: der Cirrus lateralis stets haarförmig, typisch ferner Haare bei *b*, *c*, *e* und bei *d* ein krummer Dorn; die Anhänge bei *b* und *d* sind die kürzesten, die bei *c* und *e* die längsten; es kommt aber auch vor bei *b* ein langer Dorn, bei *c* ein langer oder kurzer Dorn oder auch alle

[1]) Zu den fünf Lateralanhängen der Species dieser Gruppe, dem Cirrus lateralis und Haaren oder Dornen bei *b*, *c*, *d* und *e* wird ein ganz kurzer Lateraldorn bei *e* (vgl. Fig. 197, *Echiniscus menzeli*, S. 355) und Fig. 199 A, *Echiniscus spinuloides*, S. 357 hier nicht gerechnet.

Lateralanhänge sind lange Haare, und das bei *b* fehlt (Fig. 180B). Typisch sind ganz kleine, an die Lateraldornen von *Echiniscus spinulosus* (vgl. S. 330) erinnernde Spitzchen (Spicula) über *b*, *c*, *d* und *e*, die aber oft auch nur an einzelnen dieser Stellen vorkommen und ganz allgemein schwer zu erkennen sind. Trotzdem müssen sie als ein charakteristisches Merkmal der Species gelten. Dorsalanhänge: typisch sind Dornen an den Hinterecken der paarigen Rumpfplatten, und zwar ziemlich lange, haarartige, über *c*, ganz kurze, oft breit dreieckige, medianwärts gekrümmte über *d*; es kommt aber auch vor über *c* ein langes Haar und bei *d* ein ziemlich langer Dorn und über *d*, außer dem dorsomedianen und dem dorsolateralen, jederseits noch ein kleiner intermediärer Dorn

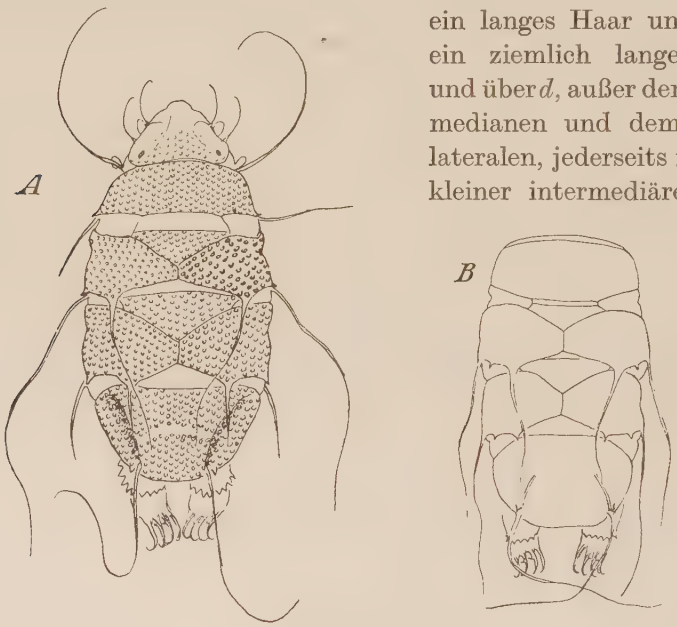


Fig. 180. *Echiniscus oihonnae*, dorsal. A mit typischen Anhängen; B ohne Lateralanhang bei *b* und mit intermediären Spitzen an den Hinterecken der paarigen Rumpfplatten. (Nach 96.)

(56, p. 43, fig. 4). Dornfalte mit spitzen, dreieckigen Zähnen. Krallen groß, die inneren mit gekrümmten, namentlich am vierten Beinpaar sehr kräftigen Nebenhaken etwas vor der Basis; die äußeren Krallen gibt die Originaldiagnose ausdrücklich als dornlos an. Schottische, im übrigen typische Stücke besaßen gerade Dornen nahe der Basis der äußeren Krallen des vierten Beinpaares (96, p. 164), es ist das ein Kennzeichen alter Tiere. Besonders große, ohne Kopf und Beine 300 μ lange kanadische Stücke zeigten keinen Lateralanhang bei *b*, eine kurzzähnige Dornfalte, 30 μ lange Krallen, die Nebenhaken der Innenkrallen fast an der Krallenmitte ansitzend und keine Dornen an den Außenkrallen (96, p. 163).

Länge gewöhnlich bis etwa 270 μ; Gelege mit fünf kugeligen Eiern.

Vorkommen: Spitzbergen (140, p. 499); Bäreninsel (160, p. 285); Novaja Semlja (161, p. 10); mittleres Norwegen, Merok (136, p. 168); Mittelschweden (17, p. 138); Finnland (102, p. 8); Schottland (85, p. 685); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (120, p. 9); Alpen, Matterhorn, 3800 m; Weißmies, 4000 m (56, p. 31); Australien, australische Alpen, 1700—2000 m (96, p. 132); Britisch Columbia, Vancouver (96, p. 164).

Echiniscus lapponicus Thul. (Fig. 181)

1911 *Echiniscus lapponicus* G. Thulin 183, p. 15, fig. 6—6b.
1928 *Echiniscus lapponicus* E. Marcus 81, p. 68, fig. 77.

Wird kaum mittelgroß; rot, seltener farblos. Skulptur eine regelmäßige, oft sehr feine Punktierung, mit der bei *Echiniscus* (*Bryodelphax*) *parvulus* beschriebenen optischen Wirkung (vgl. S. 307, Anm.). Mehrfach die Punktierung gröber und die Punkte bei stärkerer Vergrößerung als zusammengesetzt aus mehreren kleineren zu erkennen. Paarige Rumpfplatten mit glatten Transversalbändern; unskulpturiert auch die Cuticula zwischen Schulter- und erster Schaltplatte, ebenso ein Streifen zwischen den an die zweite und dritte Rumpfplatte anschließenden, punktierten Bezirken und der Schalt- bzw. der Endplatte. Der punktierte Bezirk hinter der dritten Rumpfplatte könnte als Andeutung einer dritten Schaltplatte aufgefaßt werden. Endplatte mit Kleeblattkerben und Facetten, von denen der caudale Lappen bei alten Tieren durch einen medianen Winkel der vorderen Begrenzungslinie eine Zweiteilung andeutet. Der Cirrus lateralis, wie die Anhänge bei *b*, *c*, *d*, *e* Haare, die bei *a* und *c* die längsten, das bei *b* jüngeren Exemplaren fehlend. Dorsolateral an den Hinterecken der paarigen Rumpfplatten je ein Anhang, und zwar der über *c* ein mittellanges Haar, der über *d* ein kurzes, dreieckiges Spitzchen; beide Anhänge auch bei jungen Stücken vorhanden. Als Dorsalanhänge, die wie bei vielen Echiniscen variieren, finden sich über *c* und über *d* jederseits ein oder auch zwei Dornen von variabler Länge; oft diese dorsomedianen Dornen der beiden Körperseiten in der Medianlinie scherenartig sich überschneidend. Jüngere, vierkrallige Tiere mit Dorsomediananhängen nur über *d* und

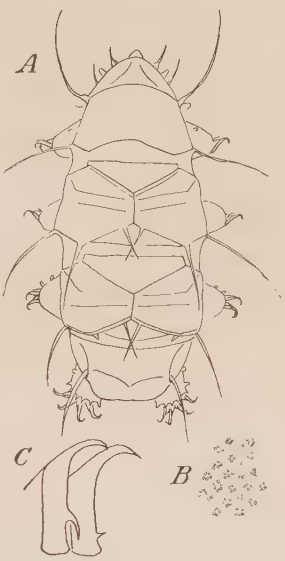


Fig. 181. *Echiniscus lapponicus*. A dorsal; B Plattenskulptur; C Außen- und Innenkralle. (Nach 183.)

zweikrallige, ganz junge mit solchen nur über *c* kommen vor. Auf dem ersten Beinpaar ein kleiner Dorn, an der Basis des vierten eine Papille. Dornfalte mit fünf bis sechs dreieckigen Zähnen. Innere Krallen mit Nebenhaken; die äußeren der drei vorderen Beinpaare ohne, die des vierten Paares mit je einem kleinen, geraden Dorn.

Länge bis 192 μ; zweikrallige Jugendformen 95 μ, diese außer dem Cirrus lateralis nur bei *e* ein laterales Haar aufweisend.

Als Unterschiede der Art dem *Echiniscus africanus* (vgl. S. 338) gegenüber sind dessen hier fehlende dorsale Dornen hinter der Schulterplatte zu nennen, ferner dessen hier als Haare ausgebildete laterale Dornen, die hier sehr viel kürzeren Dorsolateralanhänge über *d*, die andersartige Punktierung und die bei *Echiniscus africanus* fehlende Facettierung der Endplatte.

Vorkommen: Lappland (183, p. 16); Voralpen, Kt. Freiburg-Schweiz (122, p. 5).

Echiniscus merokensis Richt. forma *suecicus* Thul. (Fig. 182)

1911 *Echiniscus merokensis* var. *suecicus* G. Thulin 183, p. 13, fig. 5.
1928 *Echiniscus merokensis* f. *suecicus* E. Marcus 81, p. 69, fig. 78.

Diese stark rot pigmentierte Form gleicht dem Typus der Art (vgl. S. 363) hinsichtlich der Skulpturierung und Anordnung der Platten und des Baues der Beine und Krallen; sie unterscheidet sich durch die Ausbildung eines lateralen Haares auch bei *b* und durch kräftigere Entwicklung der übrigen Lateralanhänge. Auch wird die f. *suecicus* etwas größer. Die Entwicklung der Anhänge, ihre oft asymmetrische Ausbildung, ihre absolute Größe, sowie deren Verhältnis zur Körpergröße geht aus der für Neubeschreibungen vorbildlichen Tabelle Thulin's hervor (vgl. S. 10). Aus dieser Tabelle erhellt, daß f. *suecicus* ein mit dem Typus vollständig übereinstimmendes Stadium durchläuft (Nr. III, IV, VI). Von *Echiniscus oihonnae* (vgl. S. 339), dem namentlich Nr. VII ähnelt, unterscheidet sich die Form durch das Fehlen der Spicula, der dorsolateralen kleinen Dornen, das Vorhandensein deutlicher Facettierung und die hier an die davor gelegenen Rumpfplatten angrenzenden, bei *Echiniscus oihonnae* durch einen Zwischenraum getrennten Schaltplatten. *Echiniscus quadrispinosus* Richt. (vgl. S. 351) hat noch besondere Schaltplatten und seine der f. *suecicus* ähnlichen f. *cribrosus* (vgl. S. 352) und f. *fissispinosus* (vgl. S. 353) haben unfacettierte Endplatten. Der gleiche Charakter trennt

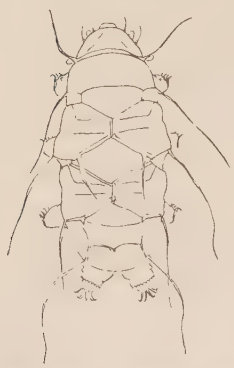


Fig. 182. *Echiniscus merokensis* f. *suecicus*, dorsal. (Nach 183.)

die f. *suecicus* von dem sehr nahestehenden *Echiniscus columinis* (s. u.). Außerdem ist der Cirrus lateralis des letzten lang und hier kurz, das dorsale Haar über *c* steht dort deutlich medianwärts von der Hinterecke der Platte und ist länger als das laterale, bei f. *suecicus* steht es an der Plattenhinterecke oder nur sehr wenig medianwärts davon und ist kürzer als das laterale. Bei *Echiniscus columinis* mit facettierter Endplatte (99, tab. 1, fig. 5) sind die Dorsalanhänge viel kürzer als bei f. *suecicus*.

Länge bis zu 245 μ; zweikrallige Jugendstadien 80—103 μ.

Vorkommen: Südschweden, bei Lund; Lappland, Kiruna (183, p. 14); Finnland (102, p. 8); Mark Brandenburg, bei Potsdam (81, p. 69); Schweiz, Wallis, 2000 m (81, p. 69); Frankreich (125, p. 17).

Echiniscus columinis J. Murr. (Fig. 183)

1911 *Echiniscus columinis* J. Murray 99, p. 5—6, tab. 1, fig. 3a, 3b, 5, 6.
1928 *Echiniscus columinis* E. Marcus 81, p. 70, fig. 79.

Mittelgroß; rot. Skulptur aus kleinen, hellleuchtenden, einheitlichen Punkten bestehend, die zwar manchmal wie Grübchen aussehen, aber flache Granula zu sein scheinen [im Ergebnis sehr ähnlich ist Thulin's

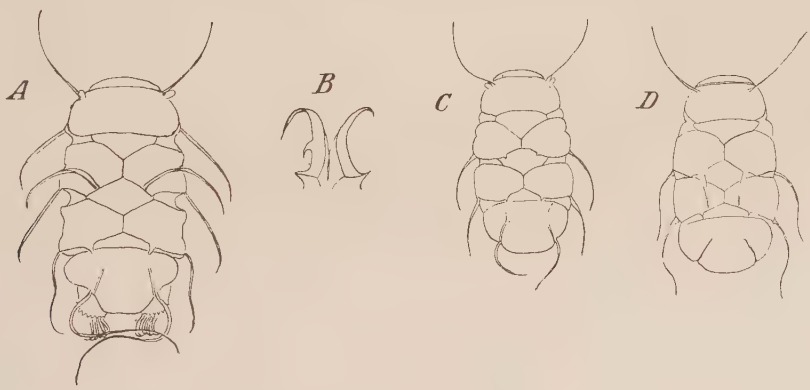


Fig. 183. *Echiniscus columinis*. A dorsal, mit typischer Bedornung; B Außen- und Innenkralle; C dorsal, Form 2; D dorsal, Form 3. (Nach 99.)

Beschreibung (183, p. 11, 12) der Skulptur von *E. merokensis*]. Dritte Schaltplatte fehlt; Endplatte mit Kleeblattkerben, bei den typischen Stücken unfacettiert. Cirrus lateralis wie auch die Lateralanhänge bei *b*, *c*, *d*, *e* von der Basis zur Spitze hin allmählich verjüngte Haare, alle ziemlich lang; und zwar der Lateralcirrus 75 μ, die Haare bei *b*, *c*, *d* 50—60 μ, das bei *e* 125 μ. Dorsal über *c* ein langes Haar, 80 μ, das von den Hinterecken der zweiten Rumpfplatten aus medianwärts, also der Mittellinie genähert, ansitzt; über *d* an den Hinterecken der dritten

Rumpfplatten ein kurzer Dorn. Dornfalte mit kleinen, dreieckigen Zähnen; innere Krallen mit Nebenhaken.

Länge etwa 200 μ.

Drei von dem Arttypus abweichende Formen sind: Form 1, bei der das Lateralhaar bei *b* fehlt; Form 2, die gleichfalls keinen Lateralanhang bei *b*, ferner dorsal über *c* nur einen ganz kurzen Dorn und Erweiterungen an der Basis der Lateralhaare bei *c*, *d*, *e* hat (Fig. 183C); Form 3, die weder bei *b* noch bei *e* ein Lateralhaar besitzt (Fig. 183D), und deren Dorsalanhang über *c* ein mittellanger Dorn ist. Form 2 mit facettierter Endplatte ähnelt, namentlich da bei ihr wie bei Form 1 das Lateralhaar bei *b* vorkommen kann, dem *Echiniscus merokensis* Richt. f. *suecicus* Thul. (vgl. S. 342) erheblich, jedoch bleiben, wie bereits erwähnt, als Unterschiede die bei Form 2 des *E. columinis* stets viel kürzeren und weiter medianwärts ansitzenden Dorsalanhänge über *c* und die manchmal verbreiterten Ansatzstellen der Lateralanhänge.

Vorkommen: Irland (99, p. 5—6).

Echiniscus spec. 10 [Spec. inquir.] (Fig. 184)

1905 *Echiniscus spec.* J. Murray 85, p. 687, tab. 2, fig. 9a—9c.
1928 *Echiniscus spec. 10* E. Marcus 81, p. 71, fig. 80.

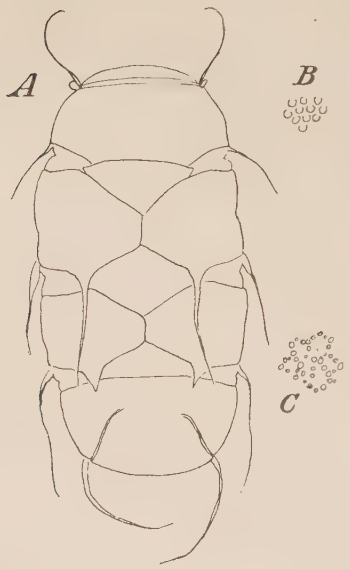


Fig. 184. *Echiniscus spec. 10.* A dorsal; B grobe, C feine Plattenskulptur. (Nach 85.)

Anscheinend ohne dritte Schaltplatte, mit Kleeblattkerben und ohne Facetten. Skulptur bei manchen Stücken eine ziemlich grobe Granulation (Fig. 184B), bei anderen eine feine Punktierung (Fig. 184C). Der Cirrus lateralis haarartig, bei *b*, *c*, *d*, *e* lange, basal zwiebelförmig erweiterte Haare oder Dornen, von denen der Anhang bei *b* der kürzeste ist. Dorsal ein langer Dorn über *c* und ein sehr kurzer, breiter über *d*.

Die Art steht in enger Beziehung zum Formenkreis des *Echiniscus columinis*.

Vorkommen: Schottland (85, p. 687).

Echiniscus spec. 11 [Spec. inquir.] (Fig. 185)

1905 *Echiniscus spec.* J. Murray 85, p. 687, tab. 2, fig. 8a—8b.
1928 *Echiniscus spec. 11* E. Marcus 81, p. 71, fig. 81.

Skulptur als mittelstarke Granulation ausgebildet. Dritte Schaltplatte vorhanden; über Kleeblattkerben und Facettierung keine An-

gaben, nach den Lateralhaaren bei *e* zu urteilen, sind Kleeblattkerben vorhanden. Alle Lateralanhänge sind Haare, die von *a* bis *e* immer länger werden. Dorsal ein langes Haar über *c*, eine kleine Zacke über *d*. Dornfalte vorhanden, sowie Nebenhaken an den inneren Krallen.

Vorkommen: Schottland (85, p. 687).

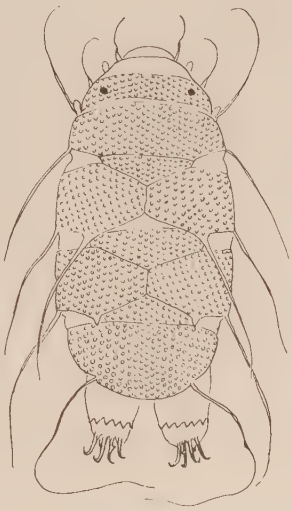


Fig. 185. *Echiniscus spec. 11*, dorsal. (Nach 85.)

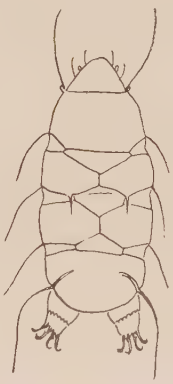


Fig. 186. *Echiniscus spec. 12*, dorsal. (Nach 177.)

Echiniscus spec. 12 [Spec. inquir.] (Fig. 186)

1908 *Echiniscus spec.* M. Sellnick 177, p. 210, Textfig. [1].
1928 *Echiniscus spec. 12* E. Marcus 81, p. 72, fig. 82.

Platten granuliert; anscheinend eine dritte Schaltplatte vorhanden; Kleeblattkerben deutlich ausgebildet. Kopfanhänge ohne Besonderheiten; alle Lateralanhänge feine Haare. Dorsal jederseits über *c* ein feiner, kurzer Dorn, der ein- oder beiderseitig fehlen kann. Dornfalte und an den inneren Krallen basalwärts gerichtete Nebenhaken vorhanden.

Vorkommen: Faröer (177, p. 210).

Echiniscus spec. 13 [Spec. inquir.] (Fig. 187)

1907 *Echiniscus spec.* J. Murray 95, p. 521, tab. 17, fig. 5, 5a.
1928 *Echiniscus spec. 13* E. Marcus 81, p. 72, fig. 83.

Kaum mittelgroß; blaßrot. Skulptur aus feinen, dicht und regelmäßig angeordneten Punkten bestehend, die Vertiefungen zu sein scheinen. Dritte Schaltplatte zweifelhaft, Kleeblattkerben vorhanden. Alle Lateralanhänge gekrümmte Haare, von denen der Cirrus lateralis und das Haar bei *b* die kürzesten sind. Dorsal ein mittellanger Dorn

über *c*. Dornfalte mit kleinen, spitzen Zähnen. Innere Krallen mit kleinen Nebenhaken.

Länge 190 μ; nur eine abgeworfene Cuticula ohne Eier bekannt.

Vorkommen: Kapland (95, p. 521.)

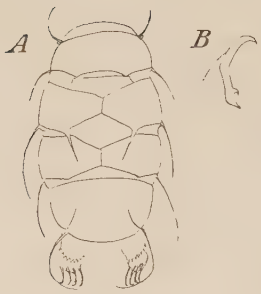


Fig. 187. *Echiniscus spec. 13*, dorsal. (Nach 95.)

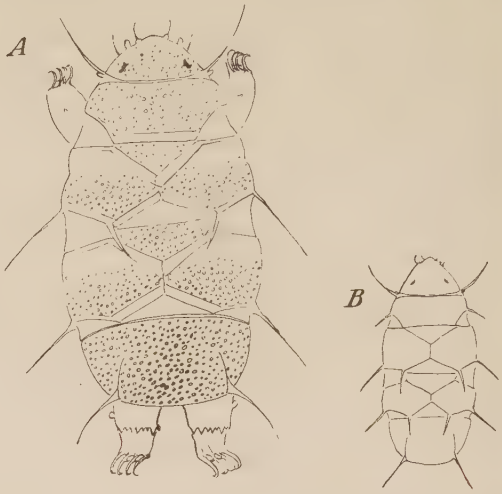


Fig. 188. *Echiniscus simba*, dorsal. A gewöhnlicher Bedornungstyp; B mit vollständigen Anhängen. (Nach 81.)

Echiniscus simba Marc. (Fig. 188)

1928 *Echiniscus simba* E. Marcus 81, p. 72—74, fig. 83a.

Mittelgroß; ziegelrot bis kirschrot; Augenpigment rot. Kräftig gepanzert, Skulptur namentlich in den caudalen Plattenhälften deutlich erkennbar, und zwar eine unregelmäßig verteilte, ziemlich dichte und grobe Granulierung, von deren Körnchen bei hoher Tubuseinstellung rote, bei tieferer dazwischen stehende weiße hervortreten. Zweite Schaltplatte nur an die zweiten Rumpfplatten angrenzend, dritte Schaltplatte fehlt. Endplatte unfacettiert, mit Kleeblattkerben. Kopfanhänge ohne Besonderheiten, die papillenförmigen Sockel kräftig ausgebildet. Laterale Anhänge bei *a*, *b*, *c*, *d* und *e*, dorsale über *c* und *d*. Die lateralen Haare bei *a* und *c* sind annähernd gleich lang, und der laterale Dorn bei *e* ist etwas länger als der bei *d*. Namentlich bei *d* und *e* sind die Lateralanhänge basal oft deutlich verbreitert. Die Länge der Anhänge zeigt die folgende Tabelle von drei Individuen:

Körperlänge	120 μ	200 μ	235 μ
Cirrus lateralis	23 μ	42 μ	29 μ
Lateraldorn *b*	—	26 μ	—
Lateralhaar *c*	17 μ	42 μ	28 μ
Lateraldorn *d*	11 μ	30 μ	23 μ
Lateraldorn *e*	15 μ	34 μ	26 μ
Dorsaldorn *c*	12 μ	18 μ	16 μ
Dorsaldorn *d*	8 μ	—	—
Krallenlänge	11 μ	13 μ	13 μ

Es ist also der Dorsaldorn über *d* der kürzeste Körperanhang, und sowohl dieser Dorsaldorn wie auch der laterale bei *b* fehlen in 80% des vorliegenden Materials. Auffällig in dieser Tabelle ist die Kürze der Anhänge des längsten Tieres und das Auftreten des Dorsaldornes über *d* bei dem kleinsten vierkralligen Stück. Auf der Basis des ersten Beinpaares findet sich ein kleines Spitzchen, sowie auf der Basis des vierten die übliche Papille. Die Krallenlänge ist in der Tabelle angegeben; schon 120 μ lange Exemplare sind vierkrallig und im Besitz aller Körperanhänge. Die Nebenhaken der Innenkrallen sind schwach, die Dornfalte besteht aus spitzen Zähnen von ungleicher Größe und unregelmäßigem Abstand.

Länge bis zu 235 μ ausschließlich des vierten Beinpaares; zweikrallige Jungtiere und Gelege wurden nicht gefunden.

Die Art stammt aus einem ziemlich dicht besetzten, mit Flechten durchwachsenen *Hypnum*-Polster, aus dem 50 Individuen ausgesucht werden konnten. Dieses reiche Material erlaubte eine sichere Abgrenzung der Art, deren Stücke mit vollständigen Anhängen, 2 Paar dorsalen und 5 Paar lateralen, von Formen des *Echiniscus quadrispinosus* ohne Nebenschaltplatten, also der forma *cribrosus* (vgl. S. 352) und der forma *fissispinosus* (vgl. S. 353) durch das Fehlen der dritten Schaltplatte und das Fehlen der für die genannten Formen charakteristischen Skulpturierung der Schulter- und Endplatte unterschieden sind. *Echiniscus spec. 14*, neben dem die neue Art steht, hat lateral von *b* nach *e* an Länge zunehmende Körperanhänge. Stücke von *Echiniscus simba* mit vollständiger Lateralbedornung, aber Dorsaldornen nur über *c*, müssen mit *Echiniscus spec. 12* und *spec. 13* verglichen werden. Beide Arten haben lange, feine Lateralhaare bei *e*, *E. spec. 13* außerdem ebensolche Haare bei *d*; *E. spec. 12* ganz kurze Dorsaldornen über *c* und offenbar eine dritte Schaltplatte. Da aber, wie bemerkt, mehr als zwei Drittel des vorliegenden Materials nur bei *c*, *d* und *e* laterale und über *c* dorsale Anhänge besitzt, muß die Art auch innerhalb der *Echiniscus blumi*-Gruppe abgegrenzt werden. *Echiniscus spec. 18* könnte mit *E. simba* identisch sein, hat aber bei *a* deutlich längere Lateralanhänge als bei *c*, und sowohl der Dorsalanhang über *c* wie der laterale bei *c* sind bei *E. spec. 18* absolut und im Verhältnis zur Körperlänge bedeutend länger als bei *Echiniscus simba*. Da in dem großen, von *E. simba* vorliegenden Material keine Stücke getroffen wurden, deren Anhänge die für *Echiniscus spec. 18* geschilderten Maße besitzen, mußte diese letzte Species vorläufig jedenfalls noch von *E. simba* gesondert aufgeführt werden. Stücke von *E. simba* mit lateralen Anhängen vom Typus der *E. blumi*-Gruppe und mit Dorsaldornen über *c* und über *d* würden, da der Größenunterschied zwischen den Dorsaldornen unerheblich ist, innerhalb der *E. blumi*-Gruppe neben *E. quadrispinosus* f. *cribrosus* stehen, einer Form, die durch

den Besitz der dritten Schaltplatte von *E. simba* leicht zu unterscheiden ist.

Vorkommen: Feste Dürnstein an der Donau (Niederösterreich) (81, p. 74).

Echiniscus spec. 14 [Spec. inquir.]

1906 *Echiniscus spec.* J. Murray 87, p. 214—215.
1928 *Echiniscus spec. 14* E. Marcus 81, p. 74.

Ziemlich groß, relativ breit. Mäßig grob granuliert. Dritte Schaltplatte fehlt. Cirrus lateralis lang, haarförmig, lateral bei *b*, *c*, *d*, *e* von vorn nach hinten länger werdende Haare. Dorsal je ein kleiner Dorn über *c* und *d*. Auf dem ersten Bein ein Zapfen. Dornfalte mit scharfen Zähnen; innere Krallen mit stark gekrümmten Nebenhaken, äußere dornlos. Da Anhänge bei *e* vorhanden sind, dürfte die Art Kleeblattkerben besitzen.

Länge 250 μ.

Soweit nicht *Echiniscus creplini* (vgl. S. 350) hinsichtlich der Möglichkeit seiner Zugehörigkeit zu *Pseudechiniscus* als Species dubia et inquirenda gelten muß, paßt die vorstehende Beschreibung einigermaßen auf ihn, zumal, wenn man annehmen darf, daß C. A. S. Schultze die Dornfalte und die Nebenhaken nicht erkennen konnte. Allerdings fehlt der *spec. 14* der für *E. creplini* angegebene, eigenartige Dorsaldorn über *b* am Vorderrand der zweiten Rumpfplatten.

Vorkommen: Schottland (87, p. 214).

Echiniscus spec. 15 [Spec. dub. et inquir.]

1904 *Echiniscus Form III* F. Richters 141, p. 350.
1928 *Echiniscus spec. 15* E. Marcus 81, p. 74.

Mittelgroß. Cirrus lateralis und die Anhänge bei *c*, *d*, *e* Haare, bei *b* ein kurzer Dorn. Dorsal über *c* je ein Dorn. Dornfalte und, nach den Anhängen bei *e* zu urteilen, auch Kleeblattkerbe vorhanden; keine Nebenhaken.

Länge 208 μ.

In Ermangelung einer Figur und jeder Angabe über die Platten ist die Gattungszugehörigkeit der Art unsicher.

Vorkommen: Rügen, Saßnitz (141, p. 350).

Echiniscus rugospinosus Marc. (Fig. 189)

1913 *Echiniscus spec.* J. Murray 100, p. 138, tab. 6, fig. 4a—4c.
1928 *Echiniscus rugospinosus* E. Marcus 81, p. 74, fig. 84.

Mittelgroß; rot. Skulptur aus kleinen, hellleuchtenden, regelmäßig angeordneten Punkten bestehend, die flachgedrückte Papillen zu sein scheinen. Dritte Schaltplatte fehlt. Kleeblattkerben vorhanden. Cirrus

lateralis ein längeres Haar; bei *b*, *c*, *d*, *e* kurze, feine Haare, die von kleinen Papillen entspringen. Dorsal jederseits über *c* und *d* ein rauher Dorn. Dornfalte mit kurzen Zähnen. Alle Krallen ohne Nebenhaken oder Dornen.

Länge 200 μ.

Es ist aus der Diagnose nicht zu ersehen, ob nur das Fehlen eines genauen Fundortes den Autor von einer Benennung der wohlcharakterisierten, alle Anhänge besitzenden Species zurückgehalten hat. Da sie klar gekennzeichnet ist, ist die Art mit dem auf die rauhen Dorsaldornen bezüglichen Namen benannt worden.

Vorkommen: Tropisches Ostafrika (100, p. 138).

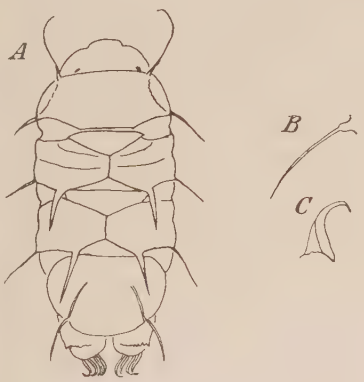


Fig. 189. *Echiniscus rugospinosus.* A dorsal; B laterales Haar; C Kralle. (Nach 100.)

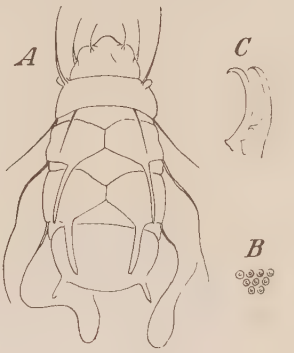


Fig. 190. *Echiniscus militaris.* A dorsal; B Plattenskulptur; C Außen- und Innenkralle. (Nach 99.)

Echiniscus militaris J. Murr. (Fig. 190)

1911 *Echiniscus militaris* J. Murray 99, p. 4—5, tab. 1, fig. 1a—1c.
1928 *Echiniscus militaris* E. Marcus 81, p. 75, fig. 85.

Mittelgroß; rot. Skulptur aus hellleuchtenden, einförmigen, in regelmäßigen Reihen angeordneten Punkten bestehend, die dicht nebeneinander liegende, kleine, weder als Eindrücke der Oberfläche, noch als Hervorragungen ausgebildete Punkte darstellen. Dritte Schaltplatte fehlt. Endplatte mit Kleeblattkerben und undeutlicher Facettierung. Keine glatten Bänder auf den Platten. Der Cirrus lateralis ein 50 μ langes Haar, die Clava wie gewöhnlich gestaltet. Bei *b* ein ebenso langes, sehr dünnes Haar. Bei *c* und *d* sehr lange, 100 und 150 μ messende Haare mit breiter Basis und sehr dünnen Spitzen. Bei *e* ein kurzer, dicker Bolzen, der ringsum gerundet und in der Mitte manchmal etwas aufgetrieben ist. Dorsal über *b* ein dünnes Haar (30 μ), über *c* und *d* sehr große und sehr dicke Dornen, die gerade oder fast gerade verlaufen und 50 μ lang, gedrungen und nicht abgeflacht, sondern rund sind. Dornfalte mit großen, dreieckigen, basal durch Zwischenräume ge-

trennten Zähnen. Große, etwa 25 μ lange Krallen, die inneren mit kleinen Nebenhaken, die äußeren glatt.

Länge etwa 200 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares; Gelege mit zwei Eiern in 180 μ langer Cuticula.

Vorkommen: Irland (99, p. 4).

Echiniscus creplini C. A. S. Schultze [Spec. dub. et inquir.] (vgl. auch S. 390) (Fig. 191)

1861 *Echiniscus Creplini* C. A. S. Schultze 173, p. 7, tab. [1], fig. [1].
1928 *Echiniscus creplini* E. Marcus 81, p. 75, 108, fig. 86.

Groß; rot. Skulptur aus hellleuchtenden, ziemlich großen Punkten bestehend, die in Abständen von der Größe eines dieser Punkte angeordnet sind. Dritte Schaltplatte vorhanden. Endplatte mit Kleeblattkerben, die durch ein glattes Querband verbunden sind. Kopfanhänge ziemlich stark hervortretend, die Lateralanhänge sämtlich Haare, die vom Cirrus lateralis bis zum Haar bei *e* immer länger werden. Dorsal über *b*, *c* und *d* Dornen, die über *b* kurz und gerade, die über *c* etwas länger und gerade, die über *d* kurz und leicht medianwärts gekrümmt. Auf dem ersten Beinpaar ein ziemlich großer, spitzer Dorn mit breiter Basis. Keine Dornfalte und alle Krallen ohne Nebenhaken oder Dornen.

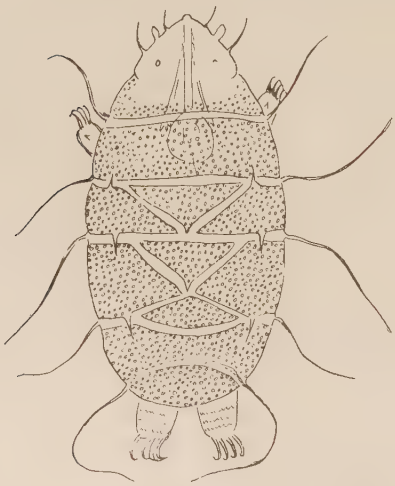


Fig. 191. *Echiniscus creplini*, dorsal. (Nach 173.)

Länge 270 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares.

Unter Berücksichtigung der optischen Hilfsmittel des Autors erscheint es wohl denkbar, daß er die Dornfalte nicht richtig gesehen hat, zumal die Zeichnung an der Basis der Hinterbeine Zackenreihen erkennen läßt, die als Dornfalte gelten könnten. Nebenkrallen soll der typische *Echiniscus quadrispinosus* (vgl. S. 351) nicht haben, während sie für die Formen *cribrosus* und *fissispinosus* (vgl. S. 352, 353) angegeben werden; sie mögen C. A. S. Schultze wie Richters entgangen oder tatsächlich nicht vorhanden sein. Die für *Echiniscus creplini* nicht erwähnten, lateral die erste und zweite Schaltplatte fortsetzenden Nebenschaltplatten mögen hier tatsächlich fehlen; es wäre dann *E. creplini* nicht mit dem typischen *E. quadrispinosus* zu identifizieren, sondern würde hinsichtlich der Plattenanordnung den Murray'schen Formen entsprechen. Die Reduktion der Schulterplattenskulptur auf Schultze's Abbildung scheint mir lediglich durch die tiefere Einstellung des Tubus

auf den in dieser Region liegenden und auch detailliert gezeichneten Schlundkopf zustande gekommen zu sein. Das einzige, den *E. creplini* isolierende Merkmal sind die dorsalen Dornen über *b*, also an einer Stelle, wo nur sehr wenige Echiniscen Anhänge haben. Es scheint mir nach alledem, trotz engster Beziehungen zwischen *E. creplini* und *E. quadrispinosus* nicht opportun, die jüngere Species der älteren als Synonym zu subordinieren. Nach der Abbildung ist schließlich auch die Einordnung des *Echiniscus creplini* bei *Pseudechiniscus* (vgl. S. 390) nicht völlig von der Hand zu weisen.

Vorkommen: Alpen, Rigi, 1800 m (173, p. 8).

Echiniscus quadrispinosus Richt. (Fig. 192)

1902 *Echiniscus quadrispinosus* F. Richters 134, p. 10, tab. 1, fig. 1.
1928 *Echiniscus quadrispinosus* E. Marcus 81, p. 76, fig. 87.

Groß; Skulptur aus ziemlich großen, einheitlichen Punkten bestehend, die in Abständen von der Größe der Punkte angeordnet sind; junge Tiere schwach gekörnelt (54, p. 71). Dritte Schaltplatte vorhanden. Endplatte mit Kleeblattkerben mit skulpturfreier, glatter Querverbindung. Zu der ersten Schaltplatte treten jederseits zwei, zu der zweiten jederseits eine die Platte lateral fortsetzende Nebenschaltplatten. Kopfanhänge deutlich hervortretend. Stilettträger vorhanden. Alle Lateralanhänge sind Haare, die vom Cirrus lateralis bis zum Haar bei *e* immer länger werden. Dorsal über *c* und *d* mittellange, spitze Dornen, der über *c* doppelt, der über *d* dreimal so lang wie der entsprechende bei *E. creplini*. Auf dem ersten Beinpaar ein ziemlich kleiner Dorn, schwächer als bei *E. creplini*; Dornfalte mit langen, spitzen Zähnen; keine Nebenkrallen.

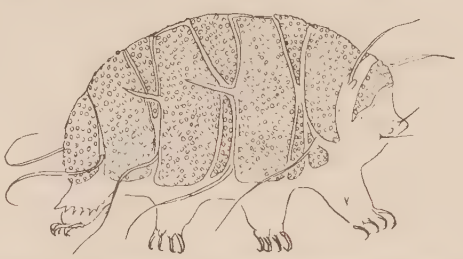


Fig. 192. *Echiniscus quadrispinosus*, lateral. (Nach 134.)

Länge 270 μ; zweikrallige Jugendformen, z. B. von 84 μ Länge, und vierkrallige von 147 μ Länge haben die Dorsalanhänge der Erwachsenen, aber lateral nur den Cirrus lateralis und das Haar bei *e* (vgl. S. 314). Erst Tiere von 198 μ besitzen auch die Lateralanhänge der Erwachsenen. Gelege mit vier bis fünf Eiern.

Die Stücke aus dem Himalaya (92, p. 269—270) mit zwei und vier Krallen sind sämtlich Jugendstadien ohne Dorsalanhänge und Nebenschaltplatten; sie haben an dem Lateralhaar bei *e* eine verdickte Basalpartie, auf die mit einem deutlichen Absatz ein dünner Endteil folgt. Ich rechne sie mit Vorbehalt zur f. *cribrosus* Murr.

Vorkommen: Spitzbergen (160, p. 285); Mittelschweden (17,

p. 138); Südwestschweden (141, p. 349); Schottland (98, p. 89); Schleswig-Holstein, Eckernförde (134, p. 26, Tafelerkl.); Mecklenburgische Küste (141, p. 349); Ostpreußen (178, p. 14); Taunus bei Frankfurt a. M. (134, p. 10); Schwarzwald (56, p. 31); Schweizer Jura (54, p. 71), ibid., bis 1200 m, hauptsächlich in *Frullania dilatata* (56, p. 31); Schweizer Alpen, bis 1800 m (62, p. 11); Frankreich (125, p. 12); Kanaren, Tenerifa (55, p. 715); Britisch Ostafrika (100, p. 138); Südamerika (91, p. 647); ibid., Colombia (59, p. 720).

Echiniscus quadrispinosus Richt. forma *cribrosus* J. Murr. (Fig. 193)

1907 *Echiniscus quadrispinosus* var. *cribrosus* J. Murray 91, p. 653, tab. 1, fig. 1a bis 1c.
? 1907 *Echiniscus quadrispinosus (?)* J. Murray 92, p. 269—270.
1928 *Echiniscus quadrispinosus* f. *cribrosus* E. Marcus 81, p. 77, fig. 88.

Diese wie die folgende Form haben, nach Murray's Figuren zu urteilen, eine aus zweierlei Punkten, großen und kleinen, bestehende

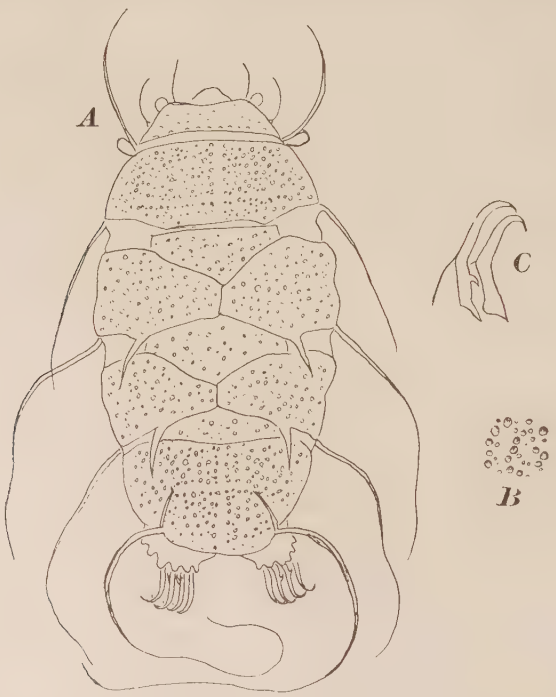


Fig. 193. *Echiniscus quadrispinosus* f. *cribrosus*. A dorsal; B Plattenskulptur; C Außen- und Innenkralle. (Nach 91.)

Skulptur, die auf der Schulterplatte ein medianes und ein bis zwei transversale Bänder, auf der Endplatte ein Medianband und die Querverbindung der Kleeblattkerben freiläßt. Die f. *cribrosus* unterscheidet

sich vom Typus durch das Fehlen der Nebenschaltplatten, außerdem sind kleine, ziemlich weit nach der Krallenmitte zu sitzende Nebenhaken an den inneren Krallen vorhanden. Es können bei dieser Form alle Lateralanhänge kürzer sein, und der bei *b* kann ganz fehlen, oder auch nur der bei *c* kann kurz sein; ferner können alle Dorsalanhänge fehlen, oder der über *d* als kleines Dreieck auftreten.

Länge bis zu 280 μ; zweikrallige und vierkrallige Jugendstadien 150 μ. Gelege mit drei Eiern.

Vorkommen: Schottland; Shetlandinseln (91, p. 653); Himalaya (92, p. 269; Identifizierung nicht ganz sicher).

Echiniscus quadrispinosus Richt. forma *fissispinosus* J. Murr. (Fig. 194)

1907 *Echiniscus quadrispinosus* var. *fissispinosus* J. Murray 91, p. 653, tab. 1, fig. 2—3.

1928 *Echiniscus quadrispinosus* f. *fissispinosus* E. Marcus 81, p. 78, fig. 89.

Skulptur wie bei voriger; auch dieser Form fehlen die Nebenschaltplatten. Von den Lateralanhängen, die sämtlich kürzer sind als beim Typus, tritt der bei *d* verdoppelt auf, im Gegensatz zu dem auch sonst anders beschriebenen *Echiniscus aculeatus* (vgl. S. 336) mit dem Doppeldorn bei *c*. Der Dorsalanhang über *d* als kleines Dreieck ausgebildet (Fig. 194A), außerdem kann der Lateralanhang bei *b* fehlen, der bei *c* groß, stark und gekrümmt sein, und es können alle Dorsalanhänge fehlen (Fig. 194B).

Länge bis zu 280 μ.

Vorkommen: Schottland; Shetlandinseln (91, p. 653).

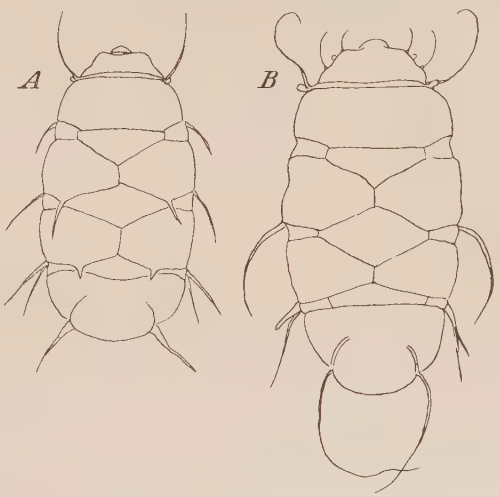


Fig. 194. *Echiniscus quadrispinosus* f. *fissispinosus*. A mit typischen Anhängen; B ohne Dorsalanhänge. (Nach 91.)

Echiniscus scrofa Richt. (Fig. 195)

1902 *Echiniscus scrofa* F. Richters 134, p. 9, tab. 1, fig. 2.

1908 *Echiniscus scrofa* M. Sellnick 178, p. 14.

1928 *Echiniscus scrofa* E. Marcus 81, p. 78, fig. 90.

Ziemlich groß; Skulptur als Granulierung beschrieben, deren etwa mittelgroße Granula nicht immer kreisrund, sondern oft etwas zackig und in unregelmäßigen Abständen angeordnet sind. Dritte Schaltplatte

vorhanden; Kleeblattkerben durch ein glattes, unskulpturiertes Querband verbunden. Von der Schulterplatte lateral zwei kleine Platten abgetrennt; die erste Schaltplatte in einen einheitlichen vorderen und zwei dahinter liegende, mehr lateral befindliche Streifen aufgelöst, von diesen beiden der hintere weiter lateral und damit weiter ventralwärts hinabreichend, als der vordere. Dritte Schaltplatte in ein vorderes, lateral weiter hinabreichendes, schmales, winkelförmiges Stück und ein hinteres, kürzeres, breites und mehr dreieckiges Stück aufgelöst; zu diesen beiden tritt noch ein kleines laterales Plättchen, das in der Originaldiagnose übersehen worden ist (178, p. 14). Für die Auflösung der zweiten Rumpfplatte in vier Stücke, von denen die beiden vorderen geteilt, die beiden hinteren einheitlich sind, sowie für die Einzelplatten der zweiten Schaltplatte, bei der auf eine vordere ungeteilte zwei median geteilte folgen, sei auf die Abbildung (Fig. 195) verwiesen.

Fig. 195. *Echiniscus scrofa*, dorsolateral. (Nach 134.)

Alle Lateralanhänge sind Haare; der Cirrus lateralis ist am kürzesten und das Haar bei *b* das nächstkürzeste; die Haare bei *c* und *e* sind untereinander gleich und fast ebenso lang wie das längste Haar, das bei *d*. Dorsal je ein mittellanges Haar über *c* und ein ziemlich kurzer Dorn über *d*. Auf dem ersten Beinpaar ein kurzer, spitzer Dorn. Dornfalte mit kurzen Zähnen; keine Nebenhaken oder Dornen an den Krallen.

Länge 250 μ.

Die Stellung des Dorsalhaares über *c* bedingt die hier zum Ausdruck gebrachte Zuordnung der von Richters für vordere Teile der zweiten Schaltplatten gehaltenen Platten zur zweiten Rumpfplatte.

Vorkommen: Ostpreußen (178, p. 14); bei Frankfurt a. M. (134, p. 9); Schweizer Jura, Wisenberg, 800 m (56, p. 30).

Echiniscus tympanista J. Murr. (Fig. 196)

1911 *Echiniscus tympanista* J. Murray 98, p. 92, tab. 1, fig. 4.
1928 *Echiniscus tympanista* E. Marcus 81, p. 79, fig. 91.

Mittelgroß, rot. Skulptur aus kleinen, gleichmäßig und dicht angeordneten Punkten bestehend, von denen die Mehrzahl durchscheinend, eine kleine Anzahl, die regelmäßig zwischen den übrigen zerstreut ist, dunkel und porenartig ist. Dritte Schaltplatte fehlt, Endplatte mit Kleeblattkerben. Der Cirrus lateralis ein gewöhnliches Haar, bei *b*, *c*, *d*, *e* zwischen 35 μ und 45 μ lange, untereinander annähernd

gleich dicke, knopfig endigende Fortsätze, die etwa wie Trommelschlegel aussehen. Dorsolaterale kleine Dornen, die ähnlich wie bei *Echiniscus oihonnae* (vgl. S. 339), aber hier mehr dorsal, nicht so unmittelbar über den Lateralanhängen sitzen, über *b*, *c*, *d*, *e*. Im Gegensatz zu diesen als dorsomediane Anhänge zu bezeichnen sind die an den Hinterecken der paarigen Rumpfplatten, also über *c* und *d* sitzenden Fortsätze, von denen die ersten terminal leicht verdickte, in der Form also an die Lateralanhänge erinnernde, mittellange, die hinteren leicht medianwärts gekrümmte, spitze und ziemlich kurze Dornen mit breiter Basis sind. Nahe der Basis des vierten Beines der bei vielen *Echiniscus*-Species beobachtete, gerundete Zapfen. Dornfalte und an den inneren Krallen Nebenhaken vorhanden.

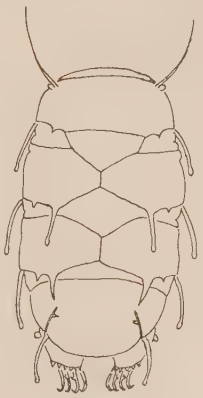


Fig. 196. *Echiniscus tympanista*, dorsal. (Nach 98.)

Länge 240 μ.

Vorkommen: Schottland (98, p. 92).

Echiniscus (s. str.) *blumi*-Gruppe

Lateralanhänge außer bei *a* noch an drei weiteren Stellen, im ganzen also vier Lateralanhänge vorhanden.

Echiniscus menzeli Heinis (Fig. 197)

1917 *Echiniscus menzeli* F. Heinis 61, p. 96, Textfig. [1].
1928 *Echiniscus menzeli* E. Marcus 81, p. 81, fig. 92.

Groß; rot; ohne Augenpigment. Skulptur der Platten als kräftige Körnelung mit fast regelmäßigen fünf- bis sechseckigen Feldern ausgebildet. Dritte Schaltplatte durch einen ziemlich schmalen, durch die dorsomedianen Dornen noch dazu teilweise verdeckten, skulpturierten Bezirk hinter den dritten Rumpfplatten wenigstens angedeutet. Kleeblattkerben schwach entwickelt. Cirrus lateralis und die übrigen Haare bei *b*, *c*, *d* untereinander etwa gleich lang, bei *e* lateral ein ganz kurzer, dornartiger Zacken. Dorsal über *c* ein langes Haar, das auch fehlen kann, über *d* jederseits ein dorsomedianer Dorn mit breiter Basis und ein kürzerer, dorsolateraler. Erstes Beinpaar mit kurzem, spitzem Dorn; viertes Beinpaar mit Dornfalte. Innere Krallen mit ziemlich weit nach der Krallenmitte zu sitzenden, gekrümmten Nebenhaken.

Länge 260 μ.

Die Art steht der folgenden sehr nahe und ist außer durch den auf die dritte Schaltplatte bezüglichen Charakter noch durch die bei *Echiniscus spitzbergensis* an der Krallenbasis sitzenden Nebenhaken zu unterscheiden. *E. menzeli* hat wie *E. spitzbergensis* den dorsolateralen

Dorn nur über *d* und auch dieselben dorsomedianen Dornen wie jene Art, dagegen den kleinen Lateraldorn bei *e* wie *Echiniscus spinuloides* (vgl. S. 358) und die Stellung der Nebenhaken der inneren Krallen wie dieser.

Vorkommen: Eingang der Grotte von St. Canzian bei Triest (61, p. 95).

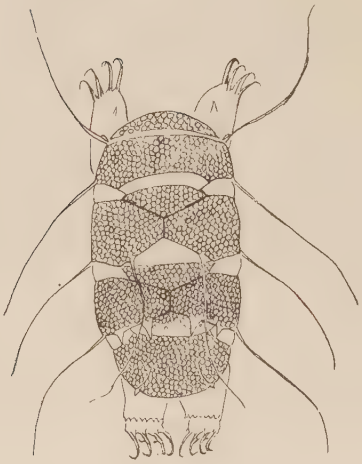


Fig. 197. *Echiniscus menzeli*, dorsal. (Nach 61.)

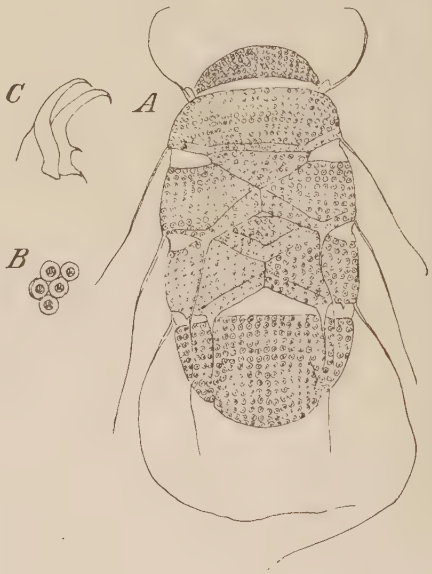


Fig. 198. *Echiniscus spitzbergensis*. A dorsal; B Plattenskulptur; C Außen- und Innenkralle. (Nach 85.)

Echiniscus spitzbergensis Scourf. (Fig. 198)

1897 *Echiniscus spitzbergensis* D. J. Scourfield 175, p. 791, tab. 45, fig. 1—3.
1905 *Echiniscus spitzbergensis* J. Murray 85, p. 686, tab. 2, fig. 7a—7c.
1928 *Echiniscus spitzbergensis* E. Marcus 81, p. 82, fig. 93.

Mittelgroß bis groß; rot. Skulptur als eine in der Mitte der Platten grobe, nach den Rändern zu etwas feinere Granulation beschrieben; jedes der Granula auf einem polygonalen oder kreisförmigen Bezirk stehend. Sind die Granula nicht als Erhöhungen ausgebildet, so kommen diskusartige Gebilde mit zentraler, porenartiger Vertiefung zustande. Die Kopfplatte zeichnet J. Murray (85, tab. 2, fig. 7a) von den übrigen Platten abweichend skulpturiert, später wird sie als fein punktiert bezeichnet (161, p. 9). Murray (85, p. 687) gibt die in der Originaldiagnose nicht beobachteten Kleeblattkerben als vorhanden an. Dritte Schaltplatte fehlt. Der Cirrus lateralis und die lateralen Anhänge bei *b*, *c*, *d* sind Haare, die von vorn nach hinten, bis zu dem sehr langen Haar bei *d*, an Länge zunehmen. Dorsalanhänge variabel: typisch (nach 175,

p. 791) dorsomedian über *c* bis zur Mitte der Endplatte reichende Dornen, über *d* erstens dorsomediane, ganz breite, kurze, medianwärts konvergierende Stacheln und zweitens sehr weit lateralwärts stehende, fast über *d* befindliche, dorsolaterale, kleine Spitzchen. Bei schottischen Stücken die dorsomedianen Anhänge über *c* mittellange Dornen oder lange, über die Endplatte hinausreichende Haare; die dorsomedianen über *d* mittellange, bis zur Mitte der Endplatte reichende Dornen; die dorsolateralen über *d* können fehlen. Dornfalte mit wenigen, groben, stumpfen Zähnen; innere Krallen mit basalwärts gerichteten Nebenhaken, die in einiger Entfernung von der Krallenbasis, aber doch in deren Nähe sitzen. Außenkrallen glatt.

Länge 250 μ (schottische), über 300 μ (arktische Stücke); zweikrallige Jugendformen mit drei lateralen und zwei dorsalen Anhängen 142 μ.

Nach Richters (161, p. 9) können auch die dorsomedianen Anhänge über *d* lange Fäden sein, aber da er auch bezüglich der dorsolateralen Spitzen Angaben macht, die darauf schließen lassen, daß er *E. spitzbergensis* von der folgenden Art nicht trennen will, so nehme ich an, daß er wahrscheinlich *Echiniscus spinuloides* vor sich hatte. Auf die Unterschiede, die J. Murray (98, p. 91) hinsichtlich der lateralen Anhänge, der dorsomedianen und dorsolateralen und der Stellung der Nebenhaken bei beiden Arten angibt, geht Richters nicht ein. Wenn es auch sehr wohl denkbar wäre, daß *E. spitzbergensis*, wie viele andere Echiniscen, seine Eier in einem bezüglich der Körpergröße und der Anhänge noch nicht vollerwachsenen Stadium ablegt, sodaß *E. spinuloides* tatsächlich nur den vollkommen ausgewachsenen *E. spitzbergensis* darstellen würde, so lehrt doch andererseits das Beispiel von *Echiniscus merokensis* (vgl. S. 363) und seiner forma *suecicus* (vgl. S. 342), daß eine Form zwar in bestimmtem Entwicklungsstadium einer anderen gleichen, aber im fertigen Zustand von ihr verschieden sein kann. Es ist mir unwahrscheinlich, daß J. Murray, der beide Arten von Schottland vor sich hatte, sie ohne Grund getrennt hätte.

Vorkommen: Spitzbergen (175, p. 791); Ryk-Ys-Inseln (167, p. 192); Bäreninsel (160, p. 285); Murmanküste (167, p. 192); Schottland (85, p. 687); Deutsches Mittelgebirge (123, p. 40); Schweizer Alpen, 2802 m; ibid. Wallis, Weißmies, 4000 m (62, p. 7; 54, p. 71; 56, p. 31); Frankreich (125, p. 13).

Echiniscus spinuloides J. Murr. (Fig. 199)

1907 *Echiniscus spitzbergensis* Scourf. var. *spinuloides* J. Murray 93, p. 673, tab. 2, fig. 8a—8c.
1911 *Echiniscus spinuloides* J. Murray 98, p. 91, tab. 1, fig. 1a—1c.
1928 *Echiniscus spinuloides* E. Marcus 81, p. 83, fig. 94.

Sehr groß und breit; rot. Skulptur ähnlich wie beim vorigen aus großen Sechsecken bestehend, die anscheinend nicht aus der Oberfläche

der Platte herausragen und je einen undeutlichen, runden Fleck umschließen. Dritte Schaltplatte fehlt; Kleeblattkerben vorhanden. Der Cirrus lateralis ein ziemlich kurzes Haar (50 μ), bei *b* und *c* lange (200 μ) und bei *d* ein sehr langes Haar (250 μ), bei *e* ein ganz kurzer, stumpfer Dorn. Dorsolaterale Stacheln über *b*, *c*, *d*; dorsomedian über *c* je ein langes, über die Endplatte hinausreichendes Haar; über *d* je ein langer, gekrümmter, in ein feines Haar verjüngter Fortsatz mit sehr breiter Basis. Am vierten Beinpaar basal eine abgestutzte, knopfartige Hervorragung. Dornfalte aus wenigen, großen, dreieckigen, basal voneinander getrennten Zähnen bestehend; die inneren Krallen mit Nebenhaken, die fast an der Krallenmitte sitzen.

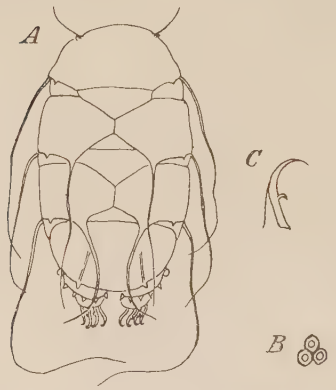


Fig. 199. *Echiniscus spinuloides*. A dorsal; B Plattenskulptur; C Innenkralle. (Nach 98.)

Länge über 300 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares. Gelege mit bis zu fünf Eiern.

Richters' Angabe (161, p. 10), daß alte Individuen des *Echiniscus spitzbergensis* manchmal an den äußeren Krallen sehr kleine, aufrechte Dornen tragen, gilt wahrscheinlich für *E. spinuloides*, wenn man nicht diesen als ausgewachsene Form des *E. spitzbergensis* ansehen will (vgl. die Erörterung des *E. spitzbergensis*, S. 357). Vorläufig gelten noch als Unterschiede beider Species die bei *E. spinuloides* längeren Lateralanhänge, die nur hier vorhandenen kleinen Lateraldornen bei *e*, die hier bei *b*, *c*, *d*, bei *E. spitzbergensis* nur bei *d* entwickelten dorsolateralen Stacheln, der hier längere Dorsomediananhang über *d* und die hier fast in der Krallenmitte, dort weiter basal ansitzenden Nebenhaken der Innenkrallen.

Vorkommen: Östliches Grönland (161, p. 4); Franz-Josephsland; Novaja Semlja (93, p. 673); Schottland (93, p. 673; 98, p. 91).

Echiniscus spec. 16 [Spec. inquir.] (Fig. 200)

1910 *Echiniscus spec.* J. Murray 96, p. 133, tab. 16, fig. 18.
1928 *Echiniscus spec. 16* E. Marcus 81, p. 84, fig. 95.

Groß; rot. Skulptur aus größeren und kleineren, porenartigen Punkten bestehend. Dritte Schaltplatte fehlt. Endplatte mit Kleeblattkerben. Auf jeder der paarigen Rumpfplatten wird ein schmaler, lateral verkürzter, vorderer, skulpturierter Bezirk von einem breiteren und lateral bis zum Plattenrand reichenden, hinteren durch ein breites, unskulpturiertes Querband getrennt. Alle Lateral-

anhänge sind Haare, die bei *a* (Cirrus lateralis), *c*, *d*, *e* vorhanden und 100—150 μ und mehr lang sind. Die Clava ist außergewöhnlich lang (etwa 15 μ), ebenso ist die Kopfpapille sehr groß. Das Fehlen dorsaler Anhänge ist vielleicht kein konstantes Merkmal. Dornfalte mit scharfen Zähnen; innere Krallen mit kleinen, gekrümmten Nebenhaken.

Vorkommen: Australien, australische Alpen, 1700—2000 m (96, p. 133).

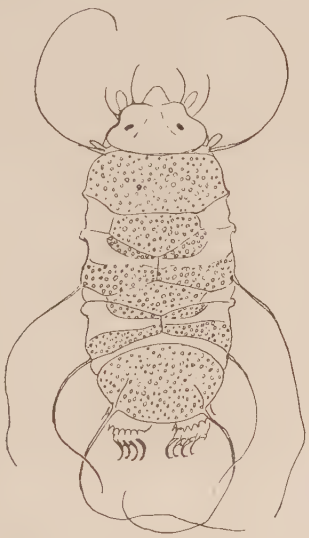


Fig. 200. *Echiniscus spec. 16*, dorsal. (Nach 96.)

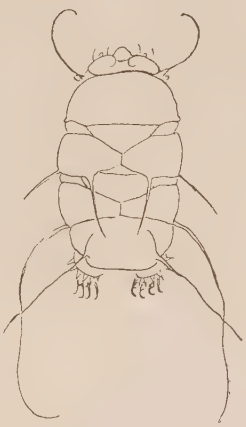


Fig. 201. *Echiniscus spec. 17*, dorsal. (Nach 96.)

Echiniscus spec. 17 [Spec. inquir.] (Fig. 201)

1910 *Echiniscus spec.* J. Murray 96, p. 134, tab. 17, fig. 25.
1928 *Echiniscus spec. 17* E. Marcus 81, p. 84, fig. 96.

Klein; rosa. Skulptur aus undeutlichen, nicht näher beschriebenen Punkten bestehend. Dritte Schaltplatte fehlt, vielmehr stößt die Endplatte unmittelbar an die dritte Rumpfplatte. Kleeblattkerben vorhanden. Cirrus lateralis 50 μ lang, das Haar bei *c* 30 μ, das bei *d* 150 μ, so lang wie der Körper; das bei *e* 70 μ. Dorsal über *c* je ein 50 μ langes Haar. Dornfalte scharfzähnig; mäßig große Nebenhaken an den Innenkrallen, weiter als gewöhnlich von der Krallenbasis entfernt stehend.

Länge 150 μ.

Vorkommen: Australien, australische Alpen, 1700—2000 m (96, p. 134).

Echiniscus spec. 18 [Spec. inquir.] (Fig. 202)

1910 *Echiniscus spec.* J. Murray 96, p. 113, tab. 15, fig. 7.
1928 *Echiniscus spec. 18* E. Marcus 81, p. 85, fig. 97.

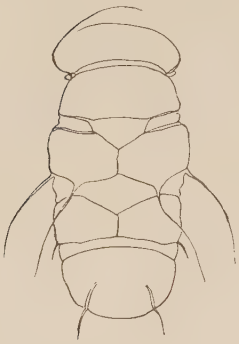


Fig. 202. *Echiniscus spec. 18*, dorsal. (Nach 96.)

Mittelgroß. Skulptur unbekannt; dritte Schaltplatte fehlt. Endplatte mit Kleeblattkerben. Cirrus lateralis ein 120 μ langes Haar, bei *c* ein Haar (90 μ), bei *d* und *e* kurze, gekrümmte Dornen (20 μ). Dorsal je ein Haar über *c* (90 μ). Über Dornfalte und Nebenhaken nichts bekannt.

Länge 220 μ.

Die Beschreibung reicht für eine Benennung der sehr eigenartigen Species vielleicht nicht aus.

Vorkommen: Neuseeland, Südinsel, am Mt. Cook (96, p. 113).

Echiniscus spec. 19 [Spec. dub. et inquir.]

1904 *Echiniscus spec. Form I* F. Richters 141, p. 350.
1928 *Echiniscus spec. 19* E. Marcus 81, p. 85.

Wie bei *Echiniscus spec. 15* (vgl. S. 348) läßt auch die Beschreibung bei dieser Art nicht einmal die Genuszugehörigkeit erkennen. Die vorhandenen Lateralanhänge bei *a* (Cirrus lateralis), *c*, *d*, *e* sind Haare; dorsal über *d* steht je ein Dorn. Der Hinweis des Autors auf *Echiniscus testudo* (vgl. S. 371) erweitert die Kennzeichnung seiner Art nicht.

Vorkommen: Bornholm (141, p. 350).

Echiniscus spec. 20 [Spec. inquir.] (Fig. 203)

1910 *Echiniscus spec.* J. Murray 96, p. 113, tab. 15, fig. 8.
1928 *Echiniscus spec. 20* E. Marcus 81, p. 85, fig. 98.

Fig. 203. *Echiniscus spec. 20*, dorsal. (Nach 96.)

Sehr klein; Skulptur sehr fein und regelmäßig, ob Grübchen oder eher Papillen, ist nicht sicher zu entscheiden. Dritte Schaltplatte fehlt; Endplatte mit Kleeblattkerben. Hinterrand der zweiten Rumpfplatten sowie die Ränder der Endplatte an den Kleeblattkerben gewellt. Zweite und dritte Rumpfplatten mit einem schmalen, vorderen Randteil, der rollenförmig ist, was man in der Dorsalansicht erkennt; die Hinterecken beider Plattenpaare sind lateralwärts bedeutend erweitert. Cirrus lateralis ein gekrümmtes Haar (50 μ) mit kleiner, stumpfer Clava (Aurikel der Autoren) an der

Basis; bei *c* und *d* kurze, gekrümmte Lateraldornen von 10 und 15 μ Länge; bei *e* ein gekrümmtes laterales Haar (70 μ). Dorsal über *c* ziemlich lange, bis zur Endplatte reichende Haare und kurze Dornen über *d*. Dornfalte mit kurzen, stumpfen Zähnen; über die Krallen nichts bekannt.

Länge 130 μ; anscheinend nur in einem Exemplar bekannt.

Die geringe Größe und die Unbekanntheit der Krallen stehen einer Neubenennung der in den übrigen Charakteren recht isolierten Art, die vielleicht ein Jugendstadium darstellt, entgegen.

Vorkommen: Neuseeland, ohne nähere Angabe (96, p. 113).

Echiniscus velaminis J. Murr. (Fig. 204)

1910 *Echiniscus velaminis* J. Murray 96, p. 112, tab. 15, fig. 6.
1928 *Echiniscus velaminis* E. Marcus 81, p. 86, fig. 99.

Groß; Skulptur aus sehr verschieden großen, porenartigen, unregelmäßig angeordneten Grübchen bestehend, dicht und sehr fein auf Schulter- und Schalt-, sehr grob und weitläufig auf der Endplatte. Dritte Schaltplatte fehlt; Kleeblattkerben vorhanden. Der Cirrus lateralis ein mittellanges Haar (75 μ), Haare bei *c* (125 μ), bei *d* (80 μ) und bei *e* (250 μ), das letzte also sehr lang. Das Haar bei *d* manchmal mit einem kurzen, gekrümmten Dorn an der Basis. Dorsal lange Haare über *c* und *d*. An der Basis des vierten Beines ein stumpfer Zapfen. Dornfalte mit sehr wenigen (5—6) großen und sehr stumpfen Zähnen. Alle Krallen ohne Nebenhaken.

Länge 270 μ.

Nach J. Murray (l. c.) finden sich gegabelte, d. h. mit einem basalen Nebendorn versehene Lateralanhänge, namentlich bei *c* und *d*, nicht nur bei *Echiniscus aculeatus* (vgl. S. 336) und bei *Echiniscus quadrispinosus* f. *fissispinosus* (vgl. S. 353), sondern auch bei verschiedenen anderen Arten, sehr oft nur an einer Körperseite, also asymmetrisch.

Vorkommen: Neuseeland, Südinsel, Mt. Cook-Distrikt (96, p. 112).

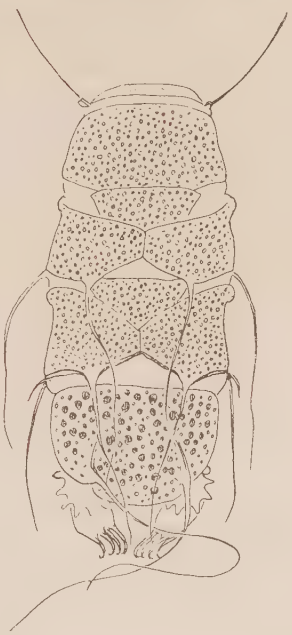


Fig. 204. *Echiniscus velaminis*, dorsal. (Nach 96.)

Echiniscus spec. 21 [Spec. inquir.] (Fig. 205)

1910 *Echiniscus spec.* J. Murray 96, p. 113, tab. 15, fig. 9.
1928 *Echiniscus spec. 21* E. Marcus 81, p. 86, fig. 100.

Kaum mittelgroß. Über die Skulptur nichts bekannt. Dritte Schaltplatte fehlt. Kleeblattkerben vorhanden. Cirrus lateralis ein

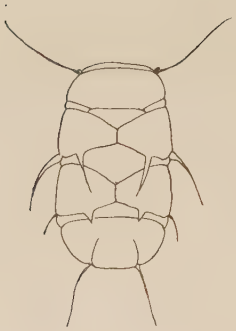


Fig. 205. *Echiniscus spec. 21*, dorsal. (Nach 96.)

gekrümmtes Haar (70 μ), bei *c* ein langer, dünner Dorn (50 μ) mit erweiterter Basis, bei *d* ein kurzer, gekrümmter Dorn (25 μ), bei *e* ein Haar (65 μ). Dorsal über *c* ein gekrümmter Dorn mit breiter Basis (35 μ), über *d* ein dreieckiger, 12 μ langer, basal 6 μ breiter Dorn. Über Dornfalte und Krallen ist nichts bekannt.

Länge 180 μ.

Auf eine gewisse Ähnlichkeit der im einzelnen noch genauer zu erforschenden Species mit *Echiniscus oihonnae* (vgl. S. 339) macht der Autor mit Recht aufmerksam.

Vorkommen: Neuseeland, Südinsel, bei Lyttelton (96, p. 114).

Echiniscus spec. 22 [Spec. dub. et inquir.]

1906 *Echiniscus spec.* J. Murray 87, p. 215.
1928 *Echiniscus spec. 22* E. Marcus 81, p. 87.

Mittelgroß; die Skulptur eine mittelstarke Granulierung. Dritte Schaltplatte fehlt. Kleeblattkerben, da nichts darüber angegeben, zweifellos vorhanden. Cirrus lateralis und die Anhänge bei *c*, *d*, *e* als Haare ausgebildet, davon die bei *c* am längsten. Dorsal über *c* jederseits ein biegsamer Dorn, über *d* je ein kleiner Zahn. Dornfalte mit kurzen Zähnen, innere Krallen mit Nebenhaken.

Länge 250 μ.

Vorkommen: Schottland (87, p. 215).

Echiniscus spec. 23 [Spec. dub. et inquir.]

1904 *Echiniscus spec. Form II* F. Richters 141, p. 350.
1928 *Echiniscus spec. 23* E. Marcus 81, p. 87.

Wie *Echiniscus spec. 15* (vgl. S. 348) und *E. spec. 19* (vgl. S. 360) in der Gattungszugehörigkeit unsicher, wenngleich der Autor bei dieser Species meinte, sie hinreichend zu charakterisieren. Die lateralen Anhänge bei *c*, *d*, *e* und der Cirrus lateralis sind als Haare ausgebildet; dorsal sind Dornen über *c* und *d* vorhanden.

Vorkommen: Bornholm (141, p. 350).

Echiniscus spec. 24 [Spec. inquir.] (Fig. 206)

1910 *Echiniscus spec.* J. Murray 96, p. 165, tab. 20, fig. 44.
1928 *Echiniscus spec. 24* E. Marcus 81, p. 87, fig. 101.

Groß; rot. Skulptur der Platten aus sehr feinen, granulaartigen Punkten bestehend. Dritte Schaltplatte und Kleeblattkerben vor-

handen. Kopfpapille groß und kräftig. Cirri mediales kurz. Der Cirrus lateralis ein 80 μ langes Haar, die Clava klein und rundlich. Bei *c* ein Haar von 120 μ, bei *d* eines von 70 μ, bei *e* eines von 90 μ Länge. Dorsal über *c* ein gekrümmter Dorn von variabler Länge, 10—25 μ und mehr; über *d* ein sehr kurzer Dorn. Dornfalte gekerbt; innere Krallen mit mittelgroßen Nebenhaken; die Krallen selbst groß, bei einem 210 μ langen Tier fast 25 μ lang.

Länge bis 300 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares; zweikrallige Jugendformen nur mit Cirrus lateralis und Lateralhaar bei *c*, manchmal ohne Dorsalanhänge. Gelege mit zwei Eiern.

Echiniscus velaminis mit denselben und ebenso angeordneten Lateralanhängen hat eine ganz andere Plattenskulpturierung, andere Dorsalanhänge, sehr große Dornfaltenzähne und keine Nebenhaken an den Innenkrallen. Es ist nicht recht einzusehen, weshalb MURRAY diese wohlabgegrenzte Species, von der er Eier, Jugendstadien und erwachsene Tiere vor sich hatte, nicht benannt hat. Es wäre vielleicht angezeigt, sie mit *Echiniscus spec. 8* (vgl. S. 333) zusammen unter einem Namen zu führen.

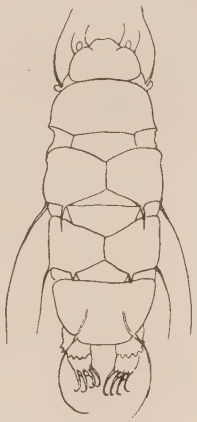


Fig. 206. *Echiniscus spec. 24*, dorsal. (Nach 96.)

Vorkommen: Britisch Columbia, Vancouverinsel, Victoria (96, p. 165).

Echiniscus merokensis RICHT. (Fig. 207)

1904 *Echiniscus merokensis* F. RICHTERS 140, p. 500, tab. 15, fig. 5.
1911 *Echiniscus merokensis* G. THULIN 183, p. 10, fig. 4—4b.
1928 *Echiniscus merokensis* E. MARCUS 81, p. 87, fig. 102.

Mittel- bis sehr groß; rot, selten ohne Pigment, dann in durchfallendem Licht grau, in auffallendem weiß aussehend. Skulptur der Platten aus größeren und kleineren, unregelmäßig angeordneten Punkten bestehend. Dritte Schaltplatte vorhanden und, wie die erste und zweite, den ganzen Raum zwischen der rostral und der caudal von der Schaltplatte gelegenen Platte ausfüllend. Zweite und dritte Rumpfplatten mit Transversalfurchen und Falten am Vorderrand. Endplatte facettiert, aber oft undeutlich (102, p. 7), mit centraler, vorderer und zwei lateralen Facetten; diese letzten durch die Kleeblattkerben von einem caudalen Feld mit winkelig gebogener Vorderkante abgegrenzt. Manchmal die Schulterplatte mit einem glatten, skulpturfreien Querband vor der Vorderkante des caudalen Feldes und einem medianen Längsband. Kopfanhänge im allgemeinen ohne Besonderheiten. Stücke aus den Pyrenäen zeigten eine besonders große, pilzförmige Papilla cephalica. Lateralanhänge (von einem 216 μ langen Tiere): Cirrus lateralis, haar-

förmig, 45 μ; bei *c* ein Haar, 59 μ; bei *d* ein Haar, 48 μ; bei *e* ein Haar, 54 μ; die beiden letzten können verdoppelt auftreten; also Anhänge bei *a*, *c*, *d*, *e*, nicht, wie RICHTERS abbildet, nur an drei Stellen. Dorsalanhänge über *c* und *d*, bald über *c* ein Haar (32 μ), über *d* ein kurzer, abgeplatteter Dorn (4 μ), bald über *d* gleichfalls je ein Haar. Erstes Beinpaar mit einem kleinen Dorn, viertes mit Papille und Dornfalte, die aus acht bis zwölf kleinen Zähnen besteht. Innere Krallen mit Nebenhaken, äußere glatt, nicht wie in der Originaldiagnose angegeben, bedornt.

Länge 226 μ (nach THULIN), demgegenüber scheint RICHTERS' Angabe von 324 μ zweifelhaft; zweikrallige Jugendformen 83—132 μ,

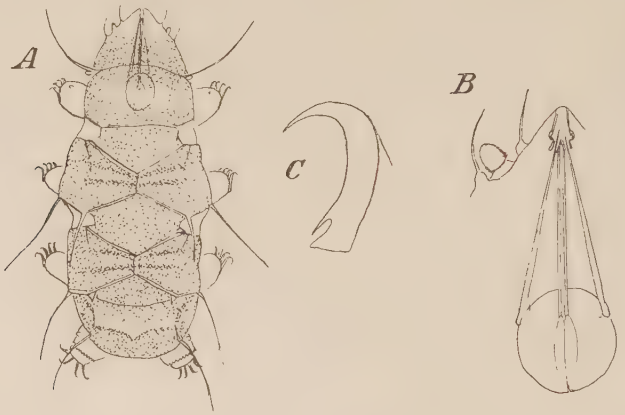


Fig. 207. *Echiniscus merokensis*. A dorsal; B Schlundkopf mit den Kopfanhängen der rechten Seite, ventral; C Innenkralle. (Nach 184.)

ohne dorsale Anhänge und mit lateralen nur bei *a* und *e*, mit Nebenhaken an den Krallen. Es wurden auch Jugendformen von 118 μ Länge mit Dorsalanhängen gefunden. Gelege mit drei großen, rötlichen Eiern (102, p. 7).

Die Art steht der folgenden so nahe, daß THULIN (183, p. 13) sie als nahezu ineinander übergehend bezeichnet. Der Hauptunterschied liegt in den im folgenden zu erörternden Längenverhältnissen der Anhänge und in der Dornfalte, die hier aus zahlreichen, kurzen, relativ schmalen, bei *Echiniscus meridionalis* (vgl. S. 365) aus wenigen, nur etwa fünf, sehr breiten Zähnen besteht. *Echiniscus merokensis* f. *suecicus* wurde bereits im vorstehenden erörtert (vgl. S. 342).

Vorkommen: Spitzbergen (140, p. 500); Lappland (183, p. 12); Finnland (102, p. 7); mittleres Norwegen (140, p. 500); mittleres Schweden, Stockholm (183, p. 12); Schweiz, St. Bernhardspaß (122, p. 5); Frankreich (125, p. 17); Pyrenäen (78, p. 119); Nordafrika (125, p. 17).

Echiniscus meridionalis J. Murr. (Fig. 208)

1906 *Echiniscus meridionalis* J. Murray 88, p. 324, tab. 1, fig. 1a—1d.
1928 *Echiniscus meridionalis* E. Marcus 81, p. 89, fig. 103.

Kaum mittelgroß; gelblich. Skulptur sehr schwach ausgebildet. Dritte Schaltplatte vorhanden, nach Murray's Bild zu urteilen, caudal nicht vollständig bis zur Endplatte reichend, während die beiden ersten Schaltplatten den Raum zwischen den Rumpfplatten vollständig ausfüllen, wie bei *Echiniscus merokensis*. Ebenso wie bei diesem die Kleeblattkerben und die Facettierung der Endplatte. An der Basis des Cirrus lateralis außer der üblichen Clava eine bei *E. merokensis* nicht beobachtete Erweiterung; der Cirrus lateralis selbst ein mittellanges Haar. Das laterale Haar bei *c* ist hier kürzer als dort; bei *d* ein ganz kleiner Dorn, der leicht übersehen werden kann. Bei *E. merokensis* ist der Lateralanhang bei *d* etwa fünfmal so lang wie hier. Bei *e* steht

Fig. 208. *Echiniscus meridionalis*. A lateral; B letztes Bein mit Dornfalte. (Nach 88.)

hier ein langes, gekrümmtes Lateralhaar, das bei *E. merokensis* etwa halb so lang ist. Dorsale Anhänge: typisch über *c* ein Haar, das reichlich doppelt so lang ist wie das laterale, während bei *E. merokensis* das dorsale kürzer als das laterale ist. Der dorsale kurze Dorn über *d* ist bei beiden Species gleichartig entwickelt. Da aber hier auch das dorsale Haar über *c* und das laterale Haar bei *c* gleich lang sein können, bleibt als wesentlicher Unterschied in den Anhängen bei beiden Arten nur die Kürze des lateralen Dornes bei *d* hier, gegenüber dem bei *E. merokensis* immerhin mittellangen Lateralhaar bei *d*. Dornfalte mit sehr wenigen, etwa fünf sehr breiten Zähnen; bei jüngeren Exemplaren fehlt manchmal die Dornfalte. Ein stumpfer Zapfen, bei *E. merokensis* ein spitzer Dorn, auf dem ersten Beinpaar; auf dem vierten kein Zapfen beobachtet. Innere Krallen mit kleinen, basalwärts gekrümmten Nebenhaken.

Länge 136—200 μ.

Richters' Angabe, daß die Krallen kurz seien (153, p. 3), paßt für Murray's Stücke nicht.

Vorkommen: Südorkneyinseln (88, p. 324); Südshetlandinseln (153, p. 3); ? Grahamsland (96, p. 103).

Der zuletzt genannte Fundort dürfte sich auf die Südshetlandinseln beziehen, wie das aus der Rubrik der betreffenden Liste auch entnommen werden kann; vom antarktischen Kontinent ist meines Wissens die Art noch nicht gemeldet worden.

Echiniscus muscicola PLATE [Spec. inquir.] (Fig. 209)

1889 *Echiniscus muscicola* L. PLATE 109, p. 532.
? 1907 *Echiniscus muscicola?* J. MURRAY 91, p. 654, tab. 1, fig. 6a, 6b.
1928 *Echiniscus muscicola* E. MARCUS 81, p. 90, fig. 104.

Sehr groß; Augenpigment schwarz. Skulptur erscheint bei hoher Tubuseinstellung als aus dichten und sehr regelmäßig verteilten Kreisen

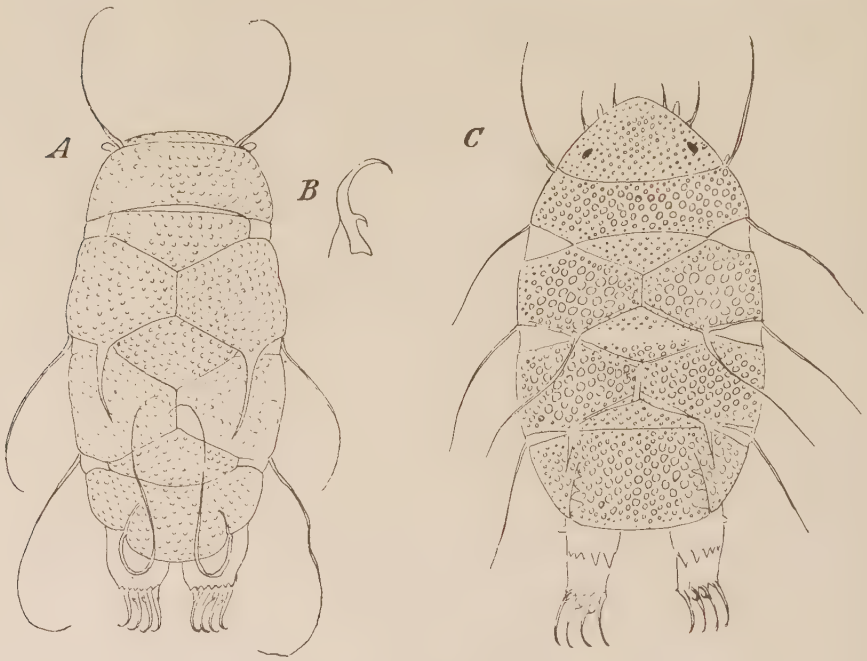


Fig. 209. *Echiniscus muscicola* (?). A aus Schottland; B Innenkralle (A, B nach 91); C von den Kerguelen.

bestehend, bei tieferer Einstellung mehr als eine aus Fünfecken bestehende Felderung. Dritte Schaltplatte nach MURRAY's, freilich nicht genau zur Originaldiagnose passendem Bild zu urteilen, vorhanden, so auch in RICHTERS' Kerguelenmaterial (149, p. 292), wie die Nachuntersuchung der Präparate bewies. Die zweite Schaltplatte ist im Kerguelenmaterial durch ein skulpturfreies Band transversal geteilt. Laterale Anhänge: typisch der Cirrus lateralis als Haar ausgebildet und Haare bei *b*, *d*, *e*[1]), dagegen bei RICHTERS' Stücken von den Kerguelen

[1]) Die Anordnung der Lateralhaare beschreibt PLATE (109, p. 532) als mit der bei *Echiniscus testudo* (DOY.) übereinstimmend. Das wären nach der heutigen Auffassung

Haare bei *a*, *b*, *c*, *d*. Jüngeren Tieren fehlt oft das Haar bei *b*. Bei den schottischen, in ihrer Zugehörigkeit zu *E. muscicola* fraglichen Stücken sind laterale Haare bei *a*, *c*, *d*, *e* vorhanden, während die Stücke von den Kerguelen kein Lateralhaar bei *e*, sondern nur zwei bis drei kurze Zacken in der Kleeblattkerbe aufweisen. Dorsal über *c* je ein Faden oder Dorn mit breiter Basis. Hinsichtlich dieses Merkmals stimmen die schottischen Stücke mit denen der Originaldiagnose überein, während Richters' Stücke je ein dorsales Haar über *c* und außerdem je einen dorsalen Dorn über *d* aufweisen. Dornfalte im Kerguelenmaterial aus fünf bis sechs auffällig großen Dornen bestehend, deren größte 10 μ lang und basal 5 μ breit sind. Für die schottischen Stücke trifft dieses Merkmal nicht zu, bei ihnen ist die Dornfalte ohne Besonderheiten. Thulin's Vermutung (184, p. 217), daß die Endplatte Kleeblattkerben besitzt, konnte durch die Nachuntersuchung der Stücke von den Kerguelen bestätigt werden. Auch das schottische Material zeigt diese. Äußere Krallen ohne Dornen, innere bis 24 μ lang mit basalwärts gekrümmten, der Krallenmitte genähert ansitzenden Nebenhaken.

Länge bis etwa 345 μ; Gelege mit fünf kugeligen Eiern.

Die im folgenden zusammengestellten Fundorte sind sämtlich wenig sicher, vielleicht gar nicht auf dieselbe Art bezüglich. Die Originaldiagnose war unzureichend und ohne begleitende Figur, und von den späteren Autoren hat außer J. Murray, dessen Stücke hinsichtlich der Anordnung der Lateralanhänge nicht denen der Originaldiagnose (wahrscheinlich Haare bei *a*, *b*, *d*, *e*) entsprechen, keiner die Diagnose der Art wesentlich ergänzt.

Vorkommen: ? Franz-Josephsland (93, p. 672, 674); Mittelschweden (17, p. 138); Südwestschweden (141, p. 349); ? Schottland (91, p. 654; 98, p. 89); Rheinprovinz, Eifel (116, p. 187; 125, p. 12); Marburg (109, p. 532); bei Frankfurt a. M. (134, p. 8); Schwarzwald, 360 m (56, p. 31); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (120, p. 8); Kerguelen (149, p. 292).

Echiniscus blumi Richt. (Fig. 210)

1903 *Echiniscus Blumi* F. Richters 136, p. 172.
1904 *Echiniscus blumi* F. Richters 140, p. 499, tab. 15, fig. 1.
1910 *Echiniscus blumi* J. Murray 96, p. 132, tab. 16, fig. 14.
1911 *Echiniscus Blumi* G. Thulin 183, p. 9.
1928 *Echiniscus blumi* E. Marcus 81, p. 90, fig. 105.

Mittel- bis sehr groß; rot. Skulptur bald grob, bald fein, anscheinend eine Granulierung; die Granula erscheinen bei höherer Tubuseinstellung

des *E. testudo* Haare bei *a*, *b*, *c*, *e*. Da aber Plate (l. c.) die Anordnung der Lateralanhänge des *E. testudo* schildert: „zwei über dem ersten" [also wohl bei *a* und *b*], „einem über dem dritten" [also wohl bei *d*] „und einem über dem vierten Bein" [also wohl bei *e*], muß man diese Stellen für die Ansatzstellen der Lateralhaare beim typischen *E. muscicola* Plate vermuten. Weder J. Murray's abgebildetes, noch Richters' von mir nachuntersuchtes Material zeigen eine derartige Anordnung der Lateralanhänge.

als helle Ringe auf dunklem Grund; jeder helle Ring umschließt einen dunklen, in dessen Mitte ein heller Fleck liegt; bei tieferer Einstellung sieht man helle, unscharf und dunkel begrenzte Flecke und dazwischen zahlreiche kleine, dunkle Punkte. In den Querfurchen der paarigen Rumpfplatten schwache Skulptur; zwischen den Schalt- und Rumpfplatten, wie zwischen dritter Rumpf- und Endplatte unskulpturiert. Dritte Schaltplatte lediglich durch laterale Begrenzungen der Cuticula zwischen dritter Rumpf- und Endplatte angedeutet. Kleeblattkerben vorhanden; keine Facettierung der Endplatte. Kopfpapille langgestreckt. Typisch sind folgende Anhänge (Maße für ein 315 μ langes Tier): der Cirrus lateralis ein Haar (100 μ), bei *b* ein Haar (121 μ), bei *c* gleichfalls (153 μ), ebenso bei *d* (114 μ); zuweilen einige der lateralen Haare in

Fig. 210. *Echiniscus blumi*, lateral. (Nach 81.)

ihrem Verlauf mit kurzen, gekrümmten Nebenästen. Dorsal lange Haare über *c* (125 μ), mittellange Dornen über *d* (21 μ). Oft, aber nicht immer, sitzt in den Kleeblattkerben jederseits ein kleiner Dorn mit breiter Basis und plötzlich verjüngter, feiner Spitze. Erstes Beinpaar mit kurzem Dorn; viertes mit Papille und Dornfalte, diese mit sechs bis acht spitzen Zähnen. Innere Krallen aller Beine mit in der Nähe der Krallenbasis sitzenden Nebenhaken; die äußeren des ersten und zweiten Beinpaares glatt, die des dritten und vierten Beinpaares mit geradem Dorn, am vierten Bein manchmal zwei oder drei Dornen; jüngere Stücke ohne Dornen an den äußeren Krallen.

Länge bis zu 450 μ. Gelege mit vier kugeligen Eiern. Vierkralligen Tieren von 215—223 μ, nach Rahm (116, p. 187) sogar 345 μ langen, kann das Lateralhaar bei *b* fehlen; derartige Exemplare sind, wenn sie nicht mit Stücken, die alle vier Lateralanhänge haben, zusammen gefunden werden, von *Echiniscus granulatus* (vgl. S. 378) nicht zu unterscheiden. Zweikrallige Jugendformen von etwa 120—160 μ Länge haben folgende Anhänge: lateral den Cirrus lateralis (36—46 μ); Haar bei *b* fehlt; Haar bei *c* (43—51 μ); Haar bei *d* (41—52 μ); bei *e* ein ganz

winziger Dorn (4 μ); dorsal über *c* ein Haar (etwa 40 μ), über *d* ein Dorn (11 μ). Auch kommen Jugendstadien mit lateralen Haaren bei *a* und *b* als einzigen Anhängen vor.

Zu der durch gelegentliches Fehlen des lateralen Haares bei *b* bedingten Ähnlichkeit mit *E. granulatus* kommt noch hinzu, daß bei beiden Arten in ganz gleicher Weise die Länge der dorsalen Anhänge variiert. Formen mit grober Skulpturierung und mit dem Haar bei *b* sind als *E. blumi* zu erkennen; zu dieser Species gehört auch die *Echiniscus spec.* Rahm's (116, p. 187), deren lateraler kleiner Dorn bei *e* ein wenig größer als gewöhnlich bei *E. blumi* ist. Es könnte dieser letzte sehr wohl nichts anderes sein als ein voll ausgewachsener, mit vier lateralen Haaren versehener *Echiniscus granulatus*; daß in reinen Kolonien der Form mit nur drei Lateralhaaren Gelege auftreten, wäre dann nur eine Bestätigung der bekannten Beobachtung der Eiablage bei noch nicht zu voller Größe herangewachsenen Echiniscen. Annehmen möchte ich freilich, daß, wie bei *Echiniscus spitzbergensis* und *spinuloides* (vgl. S. 356, 357) und bei *Echiniscus merokensis* und *E. merokensis* f. *suecicus* (vgl. S. 342, 363), die im ausgewachsenen Zustand eine größere Zahl von Anhängen besitzende Form durch ein Stadium hindurchgeht, das der Form mit der geringeren Zahl von Anhängen gleicht, aber diese letzte ihrerseits als Species für sich steht, und ihre Angehörigen nicht die volle Zahl von Anhängen erreichen.

Vorkommen: Spitzbergen (136, p. 172); mittleres Norwegen (136, p. 172); Lappland (183, p. 10); Mittel- und Südschweden (183, p. 10); Faröer (177, p. 210); Schottland (98, p. 91); Mecklenburg; Mark Brandenburg (81, p. 92); Ostpreußen (178, p. 14); Rheinprovinz (116, p. 187); Taunus (136, p. 172); Schwarzwald (56, p. 31); Oberbayern, südl. vom Schliersee, 1500 m (81, p. 92); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (120, p. 6); Alpen, bis 2650 m ((56, p. 31); Rhätikon (58, p. 778); Schweizer Jura (56, p. 31), Vorarlberg, Vallüla, 2800 m (81, p. 92); Frankreich (125, p. 13); Australien, australische Alpen (96, p. 132); Südamerika, Colombia (59, p. 719).

Echiniscus spec. 25 [Spec. inquir.] (Fig. 211)

1910 *Echiniscus spec.* J. Murray 96, p. 165, tab. 20, fig. 46.
1928 *Echiniscus spec. 25* E. Marcus 81, p. 92, fig. 106.

Klein; rot. Skulptur aus kleinen, gleichartigen Punkten, anscheinend Granula, bestehend. Dritte Schaltplatte und Kleeblattkerben vorhanden. Kopfpapille relativ groß, Medialcirren lang. Cirrus lateralis ein 80 μ langes Haar, bei *b* ein ziemlich kurzes Haar (40 μ), bei *c* und *d* je ein solches von 100 μ Länge. Dorsal über *c* ein 40 μ langes Haar, über *d* ein 15 μ langer Dorn. Die Dorsalanhänge können fehlen. Viertes Beinpaar mit stumpfer Basalpapille. Dornfalte mit wenigen großen, stumpfen

Zähnen; innere Krallen des letzten Beinpaares mit kleinen, gekrümmten Nebenhaken.

Länge 180 μ, ausschließlich der Beine.

Diese Art steht der vorigen sehr nahe; die Unterschiede betreffen das Fehlen von Dornen an den Außenkrallen hier — eine meist nur bei alten, voll ausgewachsenen Tieren anzutreffende Bildung —, ferner die hier stumpfzähnige Dornfalte und die feinere Granulation der Platten. Die beiden letzten Charaktere hindern mich daran, den *Echiniscus spec. 25* dem *E. blumi* synonym zu setzen.

Vorkommen: Britisch Columbia, Vancouver (96, p. 165).

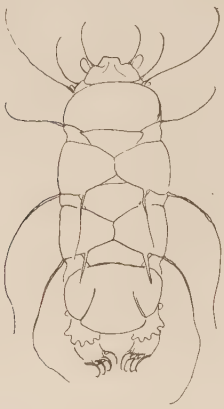


Fig. 211. *Echiniscus spec. 25*, dorsal. (Nach 96.)

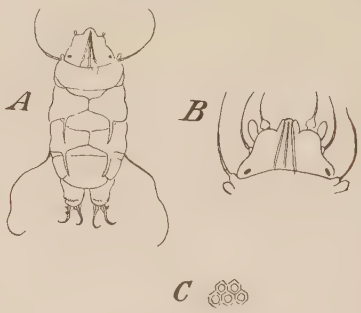


Fig. 212. *Echiniscus crassus*. A zweikralliges Jungtier, dorsal; B Kopf des adulten Tieres; C Plattenskulptur. (Nach 99.)

Echiniscus crassus Richt. (Fig. 212)

1904 *Echiniscus crassus* F. Richters 142, p. 374.
1911 *Echiniscus crassus* J. Murray 99, p. 4, tab. 1, fig. 2a—2c.
1928 *Echiniscus crassus* E. Marcus 81, p. 92, fig. 107.

Sehr groß und sehr breit; meist tiefbraun. Skulptur aus großen Kreisen bestehend; jeder Kreis von einem Sechseck umgeben, die größten Kreise in der Mitte der Platten; der Abstand vom Mittelpunkt des einen zu dem des anderen Kreises etwa 6 μ. Dritte Schaltplatte wie auch Kleeblattkerben vorhanden; Endplatte nicht facettiert. Die Cirri mediales basal verbreitert, speerspitzenförmig gestaltet. Cirrus lateralis als Haar ausgebildet (80 μ), bei *b* ein Haar (155 μ), bei *c* ein Haar (220 μ), bei *d* ein Haar (150 μ). Dorsal Dornen über *c* (50 μ) und *d* (60 μ) oder an beiden Stellen lange Haare. Skulptur dorsal auf die proximalen Teile des vierten Beinpaares ausgedehnt. Dornfalte mit wenigen groben, dreieckigen Zähnen, die basal voneinander getrennt sind. Krallen 30 μ lang; die inneren basal mit kleinen Nebenhaken.

Länge bis zu 416 μ. Gelege mit drei ovalen (60 × 50 μ), gelbbraunen Eiern. Zweikrallige Jugendstadien 160 μ lang, ausschließlich der Beine, nur mit dem Cirrus lateralis (70 μ) und dem Haar bei *d* (110 μ),

mit dorsalen, gekrümmten Dornen über *c* und *d* (25—30 μ) und mit 20 μ langen Krallen.

Der von Richters (142, p. 375) erwähnte „kurze Dorn nahe dem Seitenrand des sechsten Segmentes" dürfte als ein in der Kleeblattkerbe sitzendes Spiculum aufzufassen sein; da J. Murray (l. c.) es nicht erwähnt, scheint es, wie bei *Echiniscus blumi* (vgl. S. 368), nicht konstant vorzukommen.

Vorkommen: Island (142, p. 374); Schottland, Irland (99, p. 4).

Echiniscus spec. 26 [Spec. dub. et inquir.]

1908 *Echiniscus spec.* J. Ammann 2, p. 8.
1928 *Echiniscus spec. 26* E. Marcus 81, p. 93.

Sehr groß. Skulptur nicht beschrieben. Der Cirrus lateralis ein kurzes Haar, nach der Beschreibung vielleicht — von der Clava abgesehen — basal erweitert, vielleicht ähnlich wie bei *Echiniscus meridionalis* (vgl. S. 365), ferner je ein langes Lateralhaar bei *b*, *c* und *d*. Aus der Angabe „über und vor dem vierten Beinpaar ein kurzer, konischer Zapfen" müßte man auf einen derartigen Lateralanhang bei *e* schließen, doch scheint eher der übliche Palpus auf dem vierten Bein gemeint zu sein. Da der Autor nichts über Platten und Dorsalanhänge sagt, vielmehr nur noch einen Dorn auf dem (in der Diagnose steht „am") dritten Beinpaar erwähnt, bleibt die Art völlig unsicher.

Länge 370 μ.

Die Bemerkung des Autors, seine Art könne vielleicht eine Varietät von *Echiniscus filamentosus* sein, besagt gar nichts, da er nicht als Tardigradenspezialist gelten kann (vgl. 56, p. 29—30).

Vorkommen: Engadin, 1100—1200 m (2, p. 8).

Echiniscus testudo (Doy.) (Fig. 213)

? 1840 *Echiniscus bellermanni* C. A. S. Schultze 172, p. 5, fig. 1, 2.
1840 *Emydium testudo* L. Doyère 27, p. 280, tab. 12, fig. 1—8.
1911 *Echiniscus testudo* J. Murray 99, p. 4, tab. 2, fig. 7a, 7b.
1928 *Echiniscus testudo* E. Marcus 81, p. 93—95, fig. 108.

Groß; rotbraun. Skulptur aus mittelgroßen bis feinen, einheitlich und gleichmäßig verteilten Punkten bestehend. Vorliegendes Potsdamer Material fein und unregelmäßig granuliert. Dritte Schaltplatte fehlt (Potsdamer Stücke). Kleeblattkerben vorhanden; Endplatte nicht facettiert. Der Cirrus lateralis der kürzeste der Lateralanhänge; die Haare bei *b* und *c* untereinander gleich lang; das Haar bei *e* am längsten, zuweilen doppelt so lang, wie die mittleren Haare. Dorsal über *c* höchstens etwas stärker als gewöhnlich ausspringende Plattenhinterecken, aber keine Dornen; über *d* jederseits ein mittellanger Dorn. Dornfalte mit spitzen Zähnen, keine Nebenhaken an den Krallen.

Länge bis 330 μ. Gelege — für *E. bellermanni* angegeben (172, p. 6) — fünf bis acht braunrote, kugelige oder leicht ovale Eier. Zwei-

krallige Jugendformen 100—120 μ mit Lateralanhängen nur bei *a* und *e*, mit und auch ohne Dorsaldornen; solche von 160—180 μ Länge vierkrallig; nach Heinis (54, p. 70) kommen noch 210 μ lange zweikrallige vor.

Sehr häufig fehlt auch erwachsenen Exemplaren das Lateralhaar bei *b*. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß C. A. S. Schultze (173, p. 5—6) mit Recht für die Identität seines im August 1840 publizierten *Echiniscus bellermanni* mit dem im November 1840 veröffentlichten *Echiniscus* (bei Doyère *Emydium*) *testudo* eintritt. Wenn ich trotzdem den nur selten wieder gebrauchten Namen Schultze's nicht an die Stelle des seit Doyère's Einführung von sämtlichen Autoren, die überhaupt die Art erwähnten, verwendeten *testudo* setze, so geschieht das, weil dieser allgemeine Gebrauch des später veröffentlichten Namens wohlbegründet ist. *E. bellermanni* ist nämlich so, wie er von C. A. S. Schultze dargestellt worden ist, mit Dorsaldornen über *a*, *b*, *c*, *d* nie wieder gefunden worden. Er ist höchstwahrscheinlich ungenau abgebildet worden, und zwar, was für die Determination besonders störend ist, mit mehr Anhängen, als er vermutlich besitzt. Daß ein älterer Autor mit primitiven optischen Mitteln Dornen übersieht, ist ebenso leicht erklärlich, wie daß er Stücke mit nicht voller Zahl der Anhänge vor sich hat, aber die Einfügung von mehreren Dornenpaaren, die wahrscheinlich dem Tier gar nicht zukommen, erschwert das Wiedererkennen so sehr, daß *Echiniscus bellermanni* als Species dubia gelten muß und keinen Anspruch darauf machen darf, den durch Beschreibung und Abbildung gut gekennzeichneten *Echiniscus testudo* zu verdrängen. Vielleicht hat C. A. S. Schultze vom Vorderrand der Platten ausgehende Längsfalten, wie sie auf den paarigen Rumpfplatten z. B. von *E. granulatus* (vgl. Fig. 222 A) vorkommen, als Haare gedeutet. Allem Anschein nach gehört auch *Echiniscus trifilis* Rahm (116, p. 187) als Synonym zu denjenigen *Echiniscus testudo*-Stücken, denen das Lateralhaar bei *b* fehlt. Es wäre dann die Diagnose von *E. testudo* durch die von *E. trifilis* zu ergänzen. Da dieser letzte, nach den Abbildungen (112, tab. 1, fig. 2; 116, fig. 23, p. 188) zu urteilen, eine skulpturfreie Querverbindung der Kleeblattkerben aufweist, wie sie von *Echiniscus testudo* bisher nicht bekannt ist, habe ich *Echiniscus trifilis* im folgenden (vgl. S. 375) einstweilen noch als gesondert benannte Art aufgeführt.

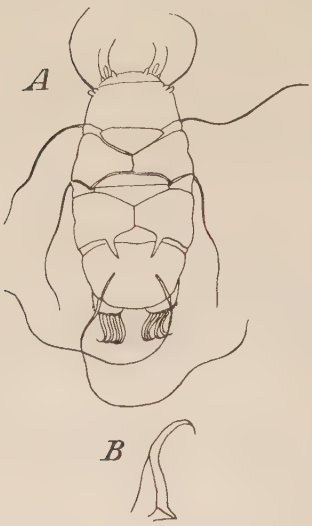


Fig. 213. *Echiniscus testudo*. A dorsal; B Kralle. (Nach 99.)

Vorkommen: Spitzbergen; Bäreninsel; Ryk-Ys-Inseln; Hammerfest (167, p. 192); Gotland (141, p. 349); Irland (99, p. 4); Helgoland (77, p. 335); Belgien (A. Lameere, Man. Faun. Belg., vol. 1, 1895, p. 379); ? Pommern, Greifswald (Fundort des *E. bellermanni*, 172, p. 6); Mark Brandenburg, bei Potsdam (81, p. 94); Basel (54, p. 70); Schweizer Jura, bis 380 m (56, p. 31); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (120, p. 8); Alpen, am Parpaner Rothorn, 2485 m (56, p. 31); Paris (27, p. 281).

Echiniscus filamentosus Plate

1889 *Echiniscus filamentosus* L. Plate 109, p. 532.
1928 *Echiniscus filamentosus* E. Marcus 81, p. 95.

Dem *Echiniscus testudo* (Doy.) ähnlich, also der Cirrus lateralis und die Lateralanhänge bei *b*, *c*, *e* als Haare ausgebildet, dorsal aber jederseits zwei Dornen über *c*, je ein Dorn über *d*. Nach den Anhängen bei *e* zu urteilen, wahrscheinlich mit Kleeblattkerben (184, p. 217).

Länge 226 μ; zweikrallige Jugendformen von 136 μ Länge mit Lateralhaaren nur bei *a* und *e* und zwei Dorsaldornen; ein Tier von 192 μ Länge mit allen Anhängen.

Es ist bedauerlich, daß von dieser anscheinend nicht ganz seltenen Art keine ausführliche Beschreibung und gar keine Abbildung vorliegt.

Vorkommen: Südwestschweden (141, p. 349); Rheinprovinz, Eifel (125, p. 12); Marburg (109, p. 532); Taunus bei Frankfurt a. M. (134, p. 8); Tessin, Maggiatal, 1400 m (54, p. 71; 56, p. 31).

Echiniscus siegristi Heinis (Fig. 214)

1911 *Echiniscus siegristi* F. Heinis 57, p. 263, tab. 4, fig. 9.
1928 *Echiniscus siegristi* E. Marcus 81, p. 95, fig. 109.

Mittelgroß. Skulptur der Platten eine unregelmäßige und zerstreute Granulierung. Dritte Schaltplatte fehlt, vielmehr die Endplatte anscheinend unmittelbar an die dritte Rumpfplatte stoßend. Kleeblattkerben vorhanden, keine Facettierung. Cirrus lateralis ein Haar (50 μ); bei *b* ein mäßig starker und bei *d* ein sehr kräftiger Dorn; bei *e* ein Haar (80 μ). Dorsal über *c* je ein Dorn (30 μ). Dornfalte scharfzähnig; innere Krallen mit kurzen, zurückgebogenen Nebenhaken in einiger Entfernung von der Krallenbasis.

Länge 180—220 μ.

Vorkommen: Südliches Mexiko (57, p. 263).

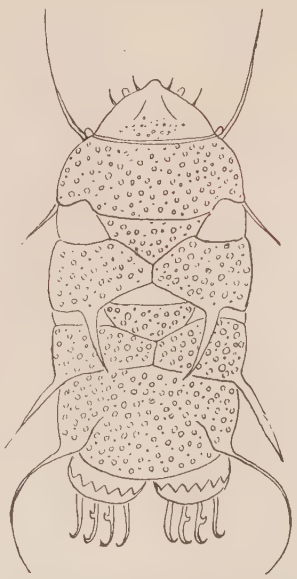


Fig. 214. *Echiniscus siegristi*, dorsal. (Nach 57.)

Echiniscus (s. str.) *granulatus*-Gruppe

Lateralanhänge außer bei *a* noch an zwei weiteren Stellen, im ganzen also drei Lateralanhänge vorhanden.

Echiniscus spec. 27 [Jugendstadium] (Fig. 215)

1905 *Echiniscus spec.* J. Murray 85, p. 688, tab. 2, fig. 11a—11c.
1928 *Echiniscus spec. 27* E. Marcus 81, p. 96, fig. 110.

Fig. 215. *Echiniscus spec. 27*, dorsal. (Nach 85.)

Klein; Skulptur eine mittelfeine Granulierung. Dritte Schaltplatte, wie auch Kleeblattkerben vorhanden; Cirri mediales auffallend lang, in eigentümlicher, aus der Fig. 215 ersichtlicher Weise miteinander verbunden. Cirrus lateralis ein langes Haar, bei *d* ein kurzer, gekrümmter Dorn, bei *e* ein mittellanges Haar. Keine Dorsalanhänge; auf dem vierten Bein ein stumpfer Zapfen. Dornfalte mit länglichen, stumpfen Zähnen; die beiden vorhandenen Krallen mit großen Nebenhaken.

Länge 150 μ.

Diese zweikrallige Jugendform kann nur provisorisch an dieser Stelle eingereiht werden; die Anordnung der Kopfanhänge deutet darauf hin, daß es sich um eine besondere Species handelt.

Vorkommen: Schottland (85, p. 688).

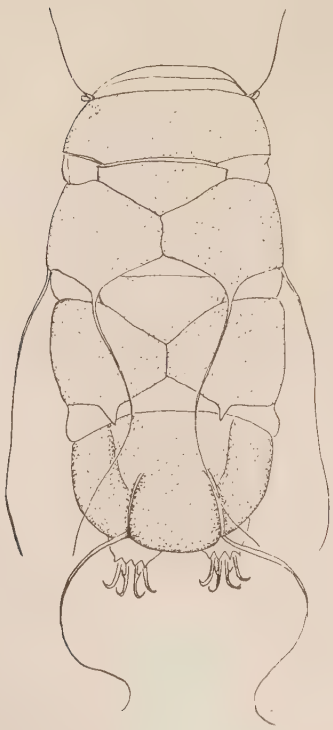


Fig. 216. *Echiniscus spec. 28*, dorsal. (Nach 88.)

Echiniscus spec. 28 [Spec. inquir.] (Fig. 216)

1906 *Echiniscus spec.* J. Murray 88, p. 326, tab. 1, fig. 2a, 2b.
1928 *Echiniscus spec. 28* E. Marcus 81, p. 96, fig. 111.

Fein skulpturiert. Dritte Schaltplatte fehlt; Kleeblattkerben und Facetten vorhanden. Cirrus lateralis ein kurzes Haar; bei *c* und *e* lange Haare. Dorsal über *c* ein langes Haar, über *d* ein kleiner, dreieckiger Zahn. Dornfalte, sowie an den Innenkrallen kleine, gekrümmte Nebenhaken vorhanden.

Der Autor hat nur wenig gut erhaltene Cuticulae dieser Art vor sich gehabt, die im Leben mehr Anhänge gehabt haben mögen.

Vorkommen: Südorkneyinseln (88, p. 326).

Echiniscus spec. 29 [Spec. inquir.] (Fig. 217)

1914 *Echiniscus spec.* F. Heinis 59, p. 721, fig. 46.
1928 *Echiniscus spec. 29* E. Marcus 81, p. 97, fig. 112.

Der Cirrus lateralis und die Anhänge bei *c* und *e* sind mittellange Haare; dorsal über *d* ein mittellanger Dorn; Dornfalte spitzzähnig; an den Innenkrallen basalwärts gebogene Nebenhaken.

Vorkommen: Südamerika, Colombia (59, p. 721).

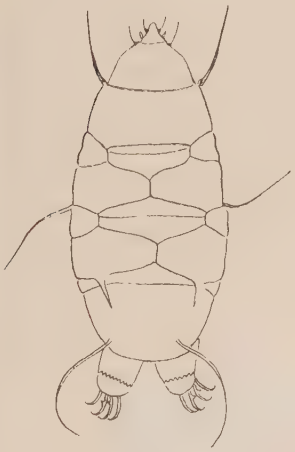


Fig. 217. *Echiniscus spec. 29*, dorsal. (Nach 59.)

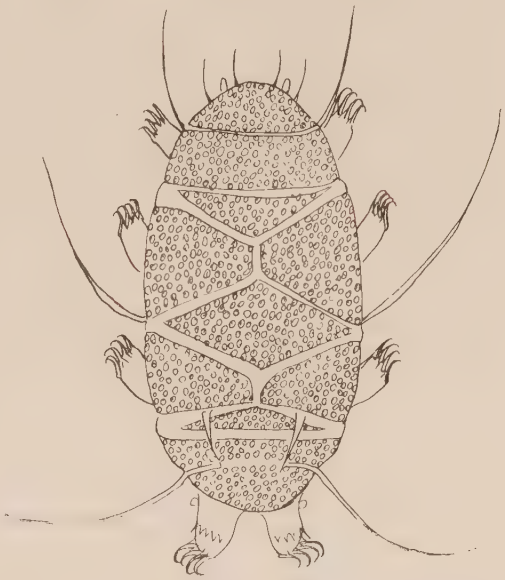


Fig. 218. *Echiniscus trifilis*, dorsal. (Nach 112.)

Echiniscus trifilis Rahm (Fig. 218)

1921 *Echiniscus trifilis* G. Rahm 112, p. 11, tab. 1, fig. 2.
1925 *Echiniscus trifilis* G. Rahm 116, p. 187, fig. 23.
1928 *Echiniscus testudo* var. *trifilis* G. Rahm 122, p. 6.
1928 *Echiniscus trifilis* E. Marcus 81, p. 97, fig. 113.

Wird sehr groß. Skulptur aus großen, ziemlich gleichmäßig verteilten, ovalen Punkten bestehend. Dritte Schaltplatte durch die kontinuierlich von der dritten Rumpf- zur Endplatte übergehende Skulpturierung der Körpercuticula mindestens angedeutet. Kleeblattkerben vorhanden, anscheinend mit skulpturfreier Querverbindung (vgl. jedoch hierzu S. 325, Anm.). Endplatte nicht facettiert. Cirrus lateralis ein mäßig langes Haar; bei *c* und *e* lange Lateralhaare; das bei *e* kann doppelt so lang wie die anderen werden. Dorsal jederseits ein kräftiger Dorn über *d*. Auf dem vierten Bein basal und außen ein stumpfer Zapfen. Dornfalte mit spitzen Zähnen; keine Nebenhaken. Die Krallen des vierten Beinpaares 18—21 μ lang.

Länge bis 360 μ; zweikrallige Jugendformen hatten Lateralanhänge nur bei *a* und *e*. Gelege mit vier Eiern.

Rahm erwähnt in seiner Diagnose zweimal (112, p. 187, 188) einen lateralen Faden bei *d*, er meint jedoch jedesmal den bei *c*. Daß die Art wahrscheinlich als ein Synonym zu *Echiniscus testudo* (Doy.) anzusehen ist, war bereits erwähnt worden (vgl. S. 372); in seinen letzten Arbeiten (120, p. 4; 122, p. 6) bezeichnet sie der Autor selbst als Varietät von *E. testudo*.

Vorkommen: Rheinprovinz (116, p. 187); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (120, p. 4).

Echiniscus spec. 30 (Fig. 219)

1906 *Echiniscus spec.* J. Murray 88, p. 326, tab. 1, fig. 3a, 3b.
1928 *Echiniscus spec. 30* E. Marcus 81, p. 98, fig. 114.

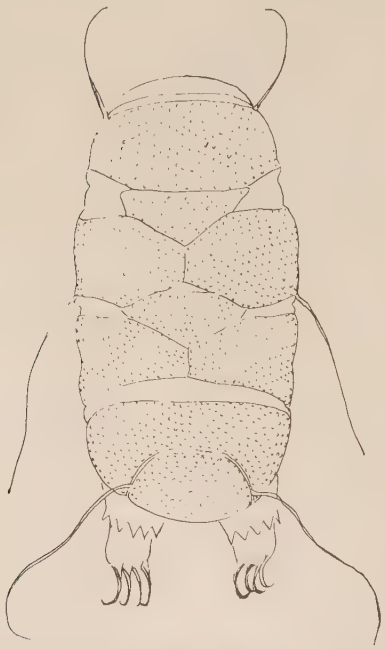


Fig. 219. *Echiniscus spec. 30*, dorsal. (Nach 88.)

Klein; Skulptur eine mittelfeine Granulierung. Dritte Schaltplatte fehlt. Kleeblattkerben vorhanden, durch ein unskulpturiertes, glattes Querband miteinander verbunden; dieses Querband stellt außerdem die gewinkelt gegen die übrige Endplatte ansitzende Vorderkante des caudalen Mittellappens der Endplatte dar. Der Cirrus lateralis und die Anhänge bei *c* und *e* sind untereinander von vorn nach hinten an Länge zunehmende Haare. Keine dorsalen Anhänge. Dornfalte mit breiten, spitzen Zähnen; Nebenhaken fehlen.

Das Fehlen dorsaler Anhänge hat den Autor offenbar abgehalten, die Art zu benennen, obwohl sie im übrigen so deutlich gekennzeichnet ist, daß sie auch beim Auftreten von Dorsalanhängen bei älteren Stücken gegen alle übrigen Echiniscen abzugrenzen wäre.

Vorkommen: Südorkneyinseln (88, p. 326).

Echiniscus spec. 31 [Spec. inquir.] (Fig. 220)

1910 *Echiniscus spec.* J. Murray 96, p. 134, tab. 17, fig. 22.
1928 *Echiniscus spec. 31* E. Marcus 81, p. 98, fig. 115.

Groß; Skulptur aus großen, dicht nebeneinander angeordneten Kreisen von gleicher Größe bestehend. Dritte Schaltplatte fehlt; Klee-

blattkerben vorhanden. Der Cirrus lateralis ein mittellanges Haar; bei *b* und *c* sehr lange Haare (etwa 170 μ). Dorsal über *c* je ein langes Haar (170 μ), über *d* ein flacher Dorn (25 μ lang, basal 6—9 μ breit). Dornfalte mit sechs bis acht gerundeten, stumpfen Zähnen. Keine Nebenhaken vorhanden.

Länge 270 μ bei 140 μ Breite.

Von dem sehr dürftig beschriebenen *E. muscicola* (vgl. S. 366) unterscheidet sich die Art durch das ihr fehlende laterale Haar bei *e* und durch den ihr zukommenden, bei typischen *E. muscicola* fehlenden Dorsaldorn über *d*. Die Skulptur, die Richters (149, p. 292) für *E. muscicola* angegeben hat, stimmt bei beiden Arten überein: bei höherer Tubuseinstellung sehen die Punkte wie Kreise mit einem Mittelpunkt aus, bei tieferer Einstellung sind es Sechsecke. Nach Richters (l. c.) hat *E. muscicola* Nebenhaken an den Innenkrallen, so auch *Echiniscus spec. 31.* Dieser letzte ähnelt in mancher Hinsicht auch dem *Echiniscus spitzbergensis*, der aber auch bei *d* ein laterales Haar und, bei typischen Exemplaren jedenfalls, dorsolaterale Spicula über *d* besitzt.

Vorkommen: Australien, australische Alpen, 1700—2000 m (96, p. 134).

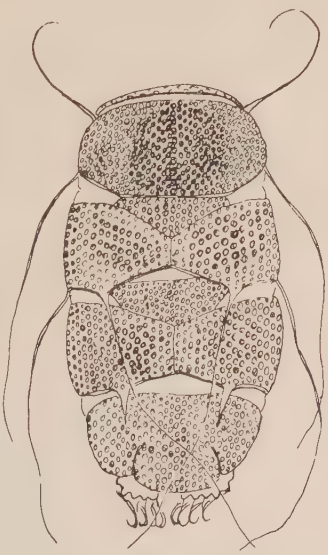


Fig. 220. *Echiniscus spec. 31*, dorsal. (Nach 96.)

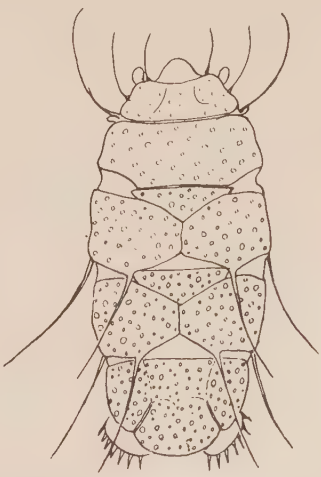


Fig. 221. *Echiniscus longispinosus*, dorsal. (Nach 95.)

Echiniscus longispinosus J. Murr. (Fig. 221)

1907 *Echiniscus longispinosus* J. Murray 95, p. 520, tab. 17, fig. 3.
1928 *Echiniscus longispinosus* E. Marcus 81, p. 99, fig. 116.

Mittelgroß; wie die meisten Echiniscen und Pseudechiniscen mit rotem Augenpigment. Skulptur aus meist groben, ungleich großen,

in weiten Abständen verteilten Punkten bestehend, die wie Eindrücke aussehen. Dritte Schaltplatte fehlt. Kleeblattkerben und Facettierung vorhanden; die caudale Facette median zweigeteilt. Kopfanhänge sehr hervortretend, die Papilla cephalica groß und dick, die Medialcirren lang. Cirrus lateralis und die Lateralanhänge bei *c* und *d* feine, lange Haare. Dorsal gleichfalls lange, feine Haare an den Hintere ken der paarigen Rumpfplatten, also über *c* und *d*. Die lateralen Haare bei *c* und *d* und die dorsalen über *c* und *d* gleich lang. Dornfalte hyalin, mit langen, wie die Zinken einer Harke einzeln stehenden Zähnen. Keine Nebenhaken an den inneren Krallen.

Länge 200 μ.

Vorkommen: Kapland (95, p. 520).

Echiniscus granulatus (Doy.) (Fig. 222)

1840 *Emydium granulatum* L. Doyère 27, p. 282.
1905 *Echiniscus granulatus* J. Murray 85, p. 685, tab. 2, fig. 6a—6f.
1911 *Echiniscus granulatus* G. Thulin 183, p. 7, fig. 3, 3a.
1928 *Echiniscus granulatus* E. Marcus 81, p. 99—101, fig. 117.

Mittel- bis sehr groß; stark rot pigmentiert. Skulptur der Platten als der des *Echiniscus blumi* ähnlich beschrieben (183, p. 7): bei höherer Tubuseinstellung sieht man kleine, helle Flecke mit undeutlichen polygonalen Grenzen und dunkler Mitte; bei tieferer Einstellung erscheinen die Flecken als dunkle Ringe auf hellem Grunde. Murray gibt die Skulptur als echte, unverkennbare Granulierung an (95, p. 519), während Thulin (l. c.) sie im optischen Schnitt als glatt erkennt. In den Querfurchen der zweiten und dritten Rumpfplatten tritt die Skulptur zurück. Die beiden Schaltplatten sind fünfeckig; vor der ersten liegt, bis zum Hinterrand der Schulterplatte ausgedehnt, ein breiter, unskulpturierter Streifen, ebenso zwischen der zweiten Rumpf- und Schaltplatte ein dreieckiges, schwach skulpturiertes Feld. Die Cuticula zwischen dritter Rumpf- und Endplatte hat deutlich laterale Begrenzungen, sodaß eine dritte Schaltplatte abgegrenzt erscheint, ist aber weich, nicht als Platte verstärkt und schwach skulpturiert. Kleeblattkerben vorhanden; Endplatte unfacettiert. Kopfpapille langgestreckt. Lateralanhänge (gemessen 1. an einem 373 μ, 2. an einem 242 μ langen Tier): Cirrus lateralis ein Haar (1. 78 μ, 2. 44 μ), das basal außer der Clava noch eine Erweiterung besitzt; bei *c* (1. 155 μ, 2. 51 μ) und *d* (1. 125 μ, 2. 50 μ) Haare; bei *e* ein ganz kurzes Spiculum (1. 7 μ, 2. 8 μ), das auch fehlen kann (84, p. 161) und in der Zahl der Anhänge von mir nicht mit berücksichtigt wird (vgl. S. 339, Anm.). Dorsal über *c* ein Haar (1. 130 μ, 2. 82 μ) und über *d* ein Dorn (1. 27 μ, 2. 11,5 μ). Beine kurz und dick, proximal fein granuliert; das erste mit Dorn, das vierte mit Papille und Dornfalte; diese letzte mit sechs bis acht Zähnen. Alle inneren Krallen mit kleinen, basalen Nebenhaken; die äußeren des ersten und

zweiten Beinpaares glatt, die des dritten und vierten mit einem bis drei geraden Dornen (Fig. 222E, 222F). Wie bei *Echiniscus blumi* (vgl. S. 368) fehlen diese Dornen oft jungen Tieren und treten mit zunehmendem Alter stärker und in größerer Zahl auf (96, p. 164).

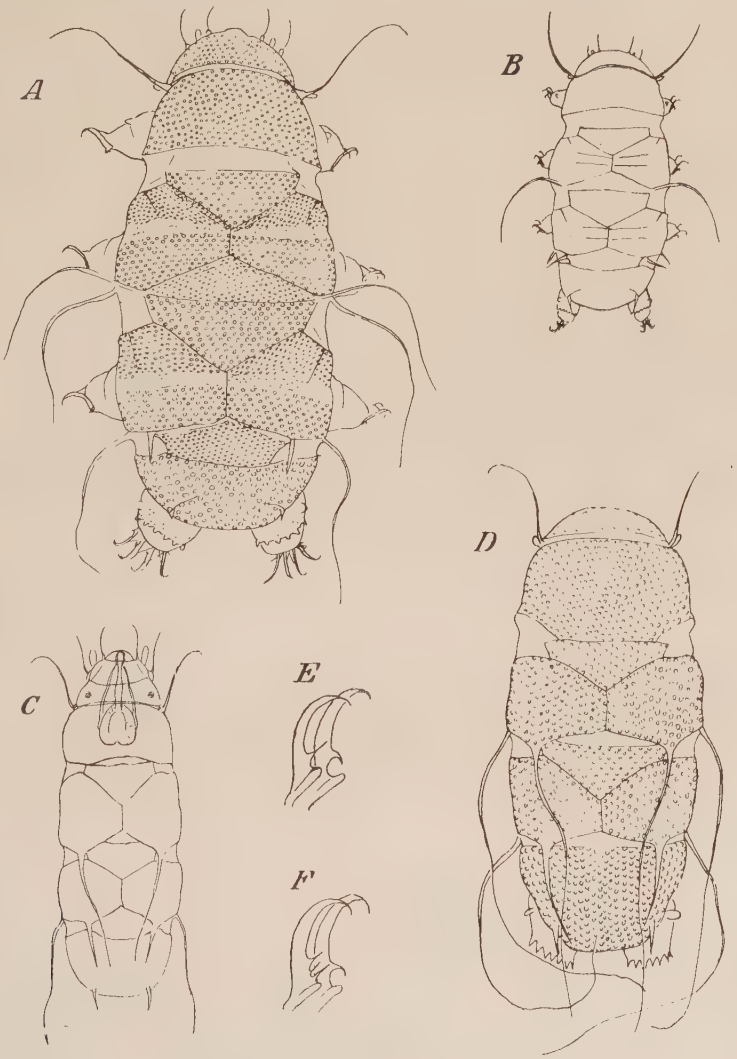


Fig. 222. *Echiniscus granulatus.* A adultes Tier mit typischen Anhängen, dorsal; B zweikralliges Jungtier; C, D adulte Tiere mit modifizierten Anhängen, dorsal; E, F Außenkrallen mit einem und drei Dornen, Innenkrallen (mit einem Nebenhaken) des letzten Beines der unter C und D abgebildeten Stücke. (A und B nach 183; C bis F nach 85.)

Länge bis zu 375 μ; zweikrallige Jugendstadien (161—178 μ) (Fig. 222B) mit folgenden Anhängen: lateral bei *a* der Cirrus lateralis als Haar (29—34 μ), das Haar bei *c* fehlt, bei *d* ein Dorn (5,5—20 μ), bei *e* ein Spiculum (5—7 μ); dorsal über *c* ein Haar (53—68 μ), über

d ein Dorn (10,5—14 μ). Ebenso auch noch vierkrallige Exemplare von 191—207 μ Länge, die bereits Dornen an den äußeren Krallen des dritten und vierten Beinpaares haben. Bei einem 213 μ langen Tier sind die lateralen Dornen bei *d* schon als kurze Haare ausgebildet, und als erster Lateralanhang bei *c* tritt einseitig ein kurzer Dorn auf.

An weiteren Variationen in der Bedornung sind beschrieben worden: Ein vierkralliges Tier, dem das linke Lateralhaar bei *c* fehlte, hatte dorsal rechts, also asymmetrisch, hinter der Schulterplatte, d. h. über *b*, einen Dorn (39 μ). Die Dorsalanhänge über *c* können kräftige Dornen, so in der Erstbeschreibung oder, wie in der hier wiedergegebenen Diagnose Thulin's, Haare sein; die über *d* können kräftige Dornen von der Länge der über *c* (so bei Doyère's Stücken) oder, wie hier beschrieben, kurze Dornen sein. Das gelegentliche Fehlen der Lateralhaare bei *c* war bereits erwähnt worden. Die sonstigen Modifikationen der Anhänge veranschaulichen die Figuren 222C, 222D. Die Möglichkeit, daß es sich bei *Echiniscus granulatus* um Tiere handelt, die voll erwachsen zu dem werden, was wir bis jetzt als *Echiniscus blumi* bezeichnen, war bereits erörtert worden (vgl. S. 369); die geringere Zahl von Anhängen bei *E. granulatus* und die Tatsache, daß kein Autor Gelege dieses letzten meldet, sprechen dafür; das bei *E. blumi* kleinere und anders gestaltete Spiculum in der Kleeblattkerbe spricht dagegen.

Baumann (5, p. 61, fig. 2) bildet für diese Art Stiletträger ab, was Thulin neuerdings bestätigt hat (184, p. 224).

Vorkommen: Bäreninsel (160, p. 285); Mittelschweden, Stockholm (183, p. 9); Shetlandinseln (91, p. 644); Schottland (85, p. 685); Irland (99, p. 3); Mitteldeutschland, Taunus (fide 125, p. 12); Schweiz, Stettfurt (2, p. 4); Paris, aus Moos auf dem Skelett des Pottwals im Musée d'Histoire naturelle (27, p. 282).

Echiniscus spec. 32 [Spec. inquir.] (Fig. 223)

1908 [07] *Echiniscus spec. 4* F. Richters 149, p. 293.
1928 *Echiniscus spec. 32* E. Marcus 81, p. 101.

Mittelgroß; sehr fein granuliert. Dritte Schaltplatte vorhanden, den Raum zwischen dritten Rumpfplatten und Endplatte ganz ausfüllend, ebenso füllt die erste Schaltplatte den Raum zwischen erster und zweiter Rumpfplatte. Zweite Schaltplatte nicht vollständig bis an die zweiten Rumpfplatten heranreichend, die zweite Dorsalintersegmentplatte, die nach Richters' Beschreibung anzunehmen wäre, ist nur durch einen skulpturfreien Bezirk vor der zweiten Transversalintersegmentplatte angedeutet, sodaß man von einer Teilung der zweiten Schaltplatte kaum reden kann. Kleeblattkerben vorhanden. Der Cirrus lateralis ein auffallend kurzes, dünnes Haar; lateral bei *c* und *d* je ein ziemlich kurzes, gekrümmtes Haar; dorsal je ein haarförmiger

Dorn über *c* und *d*. Feinzähnige Dornfalte, eine Papille auf dem vierten Bein und Nebenhaken an den Innenkrallen vorhanden.

Länge 224 μ.

Durch Nachuntersuchung der RICHTERS'schen Präparate konnte die Beschreibung dieser Art erweitert und eine Abbildung von ihr gegeben werden.

Vorkommen: Neu-Amsterdam (149, p. 293).

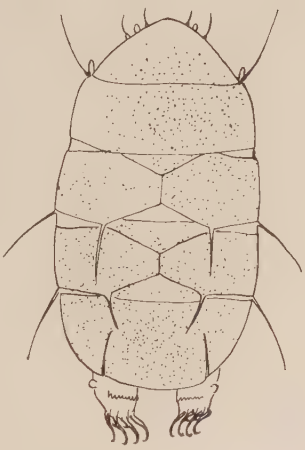


Fig. 223. *Echiniscus spec. 32*, dorsal.

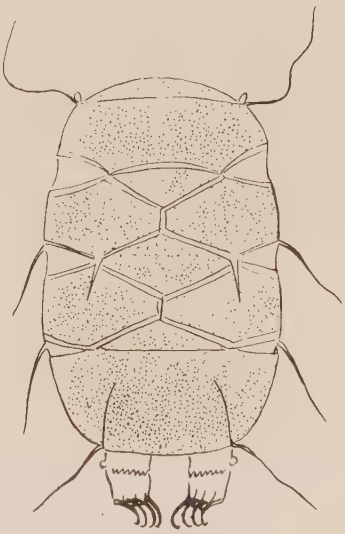


Fig. 224. *Echiniscus spec. 33*, dorsal.

Echiniscus spec. 33 [Spec. inquir.] (Fig. 224)

1908 [07] *Echiniscus spec. 1* F. RICHTERS 149, p. 292.
1928 *Echiniscus spec. 33* E. MARCUS 81, p. 102.

Kaum mittelgroß; Skulptur aus ziemlich locker verteilten, kleinen, aber deutlich hervortretenden Körnchen bestehend. Dritte Schaltplatte vorhanden. Alle drei Schaltplatten die Intersegmente vollständig ausfüllend, bei der zweiten freilich ein rostraler skulpturierter, offenbar der zweiten Dorsalintersegmentplatte homologer Teil von der eigentlichen Platte, also der Transversalintersegmentplatte, durch einen skulpturfreien Querstreifen getrennt. Die Grenzen aller Platten des Panzers deutlich markiert. Kleeblattkerben vorhanden. Cirrus lateralis ein mittellanges Haar, die lateralen Anhänge bei *c* und *d*, manchmal auch bei *e*, ziemlich kurze Haare. Dorsal ein gerader Dorn von mittlerer Länge über *c*. Papille auf dem vierten Bein, Dornfalte und Nebenhaken an den Innenkrallen vorhanden.

Länge 165—175 μ.

Die Art könnte vielleicht zu *Echiniscus muscicola* gehören, ist aber durchaus anders skulpturiert.

Vorkommen: Kerguelen (149, p. 292).

Echiniscus loxophthalmus Richt. [Spec. inquir.] (Fig. 225)

1911 *Echiniscus loxophthalmus* F. Richters 160, p. 285, fig. 1.
1928 *Echiniscus loxophthalmus* E. Marcus 81, p. 102, fig. 118.

Groß. Im Gegensatz zu den sonst bei Echiniscen rundlichen Augenflecken mit 9 μ langen, geraden, schwarzen Pigmentstrichen, die in einem Winkel gegeneinander geneigt sind. Skulptur aus einer mittelfeinen, dichten Punktierung bestehend; die Platten des Panzers nur undeutlich voneinander differenziert. Über die dritte Schaltplatte ist nichts Genaues bekannt, anscheinend fehlt sie. Daß die Kleeblattkerben fehlen, gibt der Autor ausdrücklich an, dagegen sind sie in seiner Photographie erkennbar. Kopfanhänge ohne Besonderheiten. Cirrus lateralis und laterale Anhänge bei *c* und *d* mäßig lange Haare, das bei *c* anscheinend das längste; bei *e* ein ganz kurzes Spiculum. Dorsal, anscheinend über *c*, ein sehr kleiner, nach außen gekrümmter Dorn. Dornfalte mit etwa vier derben Zähnen. Krallen relativ groß, 30 μ lang bei einem 336 μ langen Tier, und stark gebogen; die inneren mit basalwärts gerichteten Nebenhaken; an der Basis der Außenkrallen ein kurzer Dorn.

Fig. 225. *Echiniscus loxophthalmus*, dorsal. Nach unvollkommener Mikrophotographie. (Nach 160.)

Länge 336 μ.

Die Abbildung dieser Art vermag nicht die Diagnose zu ergänzen, sodaß eine sichere Abgrenzung der Art gegen die übrigen der *granulatus*-Gruppe kaum möglich ist.

Vorkommen: Nördliches Norwegen, Tromsö (160, p. 285).

Echiniscus (s. str.) *biunguis*-Gruppe

Lateralanhänge, außer bei *a*, nur noch an einer weiteren Stelle, im ganzen also zwei Lateralanhänge vorhanden.

Echiniscus spec. 34 [Spec. inquir.] (Fig. 226)

1906 *Echiniscus spec.* J. Murray 88, p. 325, tab. 1, fig. 4.
1928 *Echiniscus spec. 34* E. Marcus 81, p. 103, fig. 119.

Mittelgroß; Skulptur eine feine und weitläufige Granulierung. Dritte Schaltplatte vorhanden, ebenso Kleeblattkerben und eine

Facettierung der Endplatte, deren caudale Partie die Andeutung einer medianen Zweiteilung besitzt. Cirrus lateralis an dem verfügbaren Material nicht zu erkennen, bei *e* ein sehr langes, gekrümmtes Haar mit einer kurzen, an eine Geweihsprosse erinnernden Innenverzweigung etwa in der Mitte; dorsal über *c* an den Plattenhinterecken lange Haare und lateralwärts von diesen, also laterodorsal, eine ganz kleine, schmale Zacke; über den Plattenhinterecken ein sehr kurzer, basal ziemlich breiter Zahn. Über weitere Charaktere gibt die eine aufgefundene, abgeworfene Cuticula keinen Aufschluß, weshalb eine definitive Benennung der Art, die durch den Seitenast in der Mitte des Haares bei *e* als „*Echiniscus cervicornis*" (88, p. 325) gekennzeichnet ist, unterbleiben soll.

Vorkommen: Südorkneyinseln (88, p. 325).

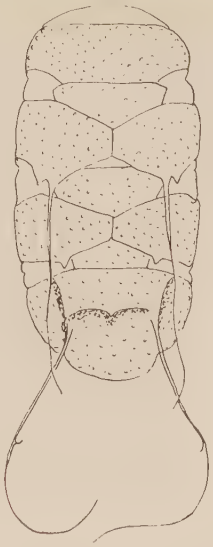


Fig. 226. *Echiniscus spec. 34*, dorsal. (Nach 88.)

Echiniscus biunguis C. A. S. Sch. [Spec. dub. et inquir.]

1861 *Echiniscus biunguis* C. A. S. Schultze 173, p. 8.
1928 *Echiniscus biunguis* E. Marcus 81, p. 103.

Wird sehr groß; rot; Skulptur körnig. Cirrus lateralis und Lateralhaar bei *e* längere Haare. Dorsale Dornen über *d*. Alle Beine mit zwei Krallen.

Länge 113—451 μ.

Die Größe der Exemplare, die freilich Zweifel an der Richtigkeit der Messung aufkommen läßt, und der ausdrückliche Hinweis des Autors darauf, daß er ausgebildete Ovarien gesehen hat, erschweren die Auffassung der Art als ein Jugendstadium, jedoch dürfte es sich wohl bei ihr, wie auch bei *Echiniscus similis* Plate (vgl. S. 385), um nichts anderes handeln.

Vorkommen: Rigi, 1800 m (173, p. 8).

Echiniscus inermis Richt. [Jugendform] (Fig. 227)

1902 *Echiniscus inermis* F. Richters 134, p. 11, tab. 1, fig. 3.
1928 *Echiniscus inermis* E. Marcus 81, p. 103, fig. 120.

Sehr klein; Skulptur eine gleichmäßige und feine Granulierung. Dritte Schaltplatte durch Skulpturierung eines Teiles der Cuticula zwischen dritter Rumpf- und Endplatte mindestens angedeutet. Kleeblattkerben vorhanden, mit transversaler Verbindung durch ein unskulpturiertes Band. Cirrus lateralis und der Lateralanhang bei *e*

ziemlich kurze Haare; keine Dorsalanhänge. Dornfalte vorhanden; die beiden vorhandenen Krallen aller Beine ohne Nebenhaken.

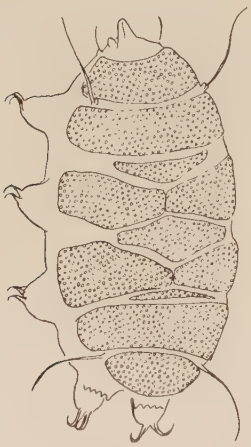


Fig. 227. *Echiniscus inermis*, dorsolateral. (Nach 134.)

Länge 140 μ.

Die Art ist eine vermutlich zu *Echiniscus testudo* (Doy.) (vgl. S. 371) gehörige Jugendform, wie das die Originalbeschreibung und Heinis (54, p. 70; 56, p. 41) vermuten lassen. Solange *Echiniscus trifilis* (vgl. S. 375) noch als besondere Species geführt wird, würde die vorliegende Art mit ihrer skulpturfreien Transversalverbindung der beiden Kleeblattkerben und dem skulpturfreien Bezirk zwischen dritter Rumpf- und Endplatte, der bei *Echiniscus testudo* übrigens gleichfalls vorhanden ist, am besten zu *E. trifilis* passen. Es sind aber höchst wahrscheinlich, wie erwähnt (vgl. S. 372), *Echiniscus bellermanni* und *E. trifilis* Synonyma zu *E. testudo*; hinzu kommt als Jugendform noch *E. inermis*.

Vorkommen: Taunus, bei Frankfurt a. M. (134, p. 11).

Echiniscus spec. 35 [Jugendform]

1906 *Echiniscus spec.* J. Murray 86, p. 27.
1928 *Echiniscus spec. 35* E. Marcus 81, p. 104.

Am Kopf am breitesten; Skulptur eine mittelfeine Granulierung. Dritte Schaltplatte fehlt. Cirrus lateralis ein sehr langes Haar, außerdem ein kurzes und gekrümmtes Lateralhaar bei *e*. Nach diesem letzten Merkmal Kleeblattkerben wahrscheinlich. Dornfalte scharfzähnig, an den zwei Krallen aller Beine mittelgroße Nebenhaken.

Diese Species ist eine Jugendform, deren Artzugehörigkeit vielleicht einmal durch gleichzeitig mit ihr aufgefundene erwachsene Stücke festgestellt werden kann. Dabei könnte der breite Kopf vielleicht als wertvolles Merkmal dienen.

Vorkommen: Schottland, 1200 m (86, p. 27).

Echiniscus spec. 36 [Spec. inquir.] (Fig. 228)

1905 *Echiniscus spec.* J. Murray 85, p. 688, tab. 2, fig. 10a.
1928 *Echiniscus spec. 36* E. Marcus 81, p. 104, fig. 121.

Grob skulpturiert. Dritte Schaltplatte fehlt; anscheinend fehlen auch die Kleeblattkerben. Cirrus lateralis ein gekrümmtes, mäßig langes Haar; bei *c* ein etwas längeres laterales Haar. Dorsal Haare über *c* und ziemlich kurze, breite Dornen über *d*. Auf dem ersten Bein ein stumpfer Dorn. Dornfalte spitzzähnig; von den vier Krallen jedes Beines die inneren mit Nebenhaken.

Der Autor weist auf die Ähnlichkeit seiner Art mit *Echiniscus aculeatus* (vgl. S. 336) hin, jedoch ist diese Art unzureichend beschrieben und nicht abgebildet. Näher scheint eine Vereinigung der *Echiniscus spec. 36* mit *Echiniscus bisetosus* (vgl. S. 335) zu liegen, der indessen schwächer skulpturiert ist und einen viel kürzeren Lateralanhang bei *c* besitzt. Auffallend ist das sonst sehr seltene Fehlen der Kleeblattkerben bei beiden Arten, das freilich auch durch ungünstige Lage der Präparate und bei nur schwacher Ausbildung der Kleeblattkerben vorgetäuscht sein kann.

Vorkommen: Schottland (85, p. 688).

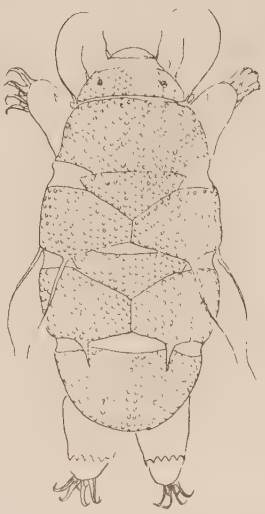


Fig. 228. *Echiniscus spec. 36*, dorsal. (Nach 85.)

Echiniscus similis Plate [Spec. dub. et inquir.]

1889 *Echiniscus similis* L. Plate 109, p. 533.
1928 *Echiniscus similis* E. Marcus 81, p. 105.

Die Originaldiagnose lautet: „Jederseits in der Körpermitte ein langer, nach hinten gebogener Faden. An jedem Fuß zwei Krallen. Größe etwa 452,8 μ."

Das Vorhandensein eines weiteren Lateralanhanges, des Cirrus lateralis bei *a*, ist als für die Echiniscoidea selbstverständlich auch für *Echiniscus similis* zu ergänzen, wie das auch Richters mit Recht betonte (134, p. 11, Anm.). Die von Plate genannten Fäden halte ich für laterale Haare bei *c*. Die für einen *Echiniscus* enorme Größe läßt zwar Bedenken an der Genauigkeit der Messung aufkommen, erschwert aber, wie bei *Echiniscus biunguis* (vgl. S. 383), die Auffassung, daß *Echiniscus similis* die Jugendform einer anderen Species sei. Trotzdem ist es wenig wahrscheinlich, daß beide Arten etwas anderes sind, da alle von neueren Autoren gefundenen zweikralligen Echiniscen als Jugendformen erkannt worden sind. Die Unterbringung beider Species in dieser Gruppe ist demnach als durchaus provisorisch anzusehen.

Vorkommen: Mitteldeutschland, Marburg (109, p. 533).

Echiniscus-spec. incertae sedis

Echiniscus altissimus Ehrbg. [Spec. dub. et inquir.] (Fig. 229)

1853; 1854 *Echiniscus altissimus* C. G. Ehrenberg 36, p. 530; 37, tab. 35 B A III, fig. 5.
1928 *Echiniscus altissimus* E. Marcus 81, p. 105, fig. 122.

„Mit sieben deutlichen, punktierten Schildern, die unbewaffnet sind und auch keine Fäden tragen. Das vorderste ist stumpf dreilappig."

Länge 120 μ.

Fig. 229. *Echiniscus altissimus.* Platten (unvollständig), dorsal. (Nach 37.)

Beschreibung und Abbildung der offenbar beschädigten Cuticula machen es unmöglich, die Art wiederzuerkennen. Die „dreilappige" Platte ist die Endplatte.

Vorkommen: Großglockner, 3446 m; Monte Rosa, 3720—3920 m (36, p. 530).

Echiniscus spec. 37 [Spec. dub. et inquir.]

1911 *Echiniscus spec.* F. Richters 159, p. 378.
1928 *Echiniscus spec. 37* E. Marcus 81, p. 105.

Aus einem jungen, nicht näher bestimmbaren Tier von 120 μ Länge konnte lediglich das Vorkommen der Gattung festgestellt werden.

Vorkommen: Aru-Inseln (159, p. 378).

5. Genus. ***Pseudechiniscus*** Thulin 1911, 1928 (vgl. Fig. 6, 230A)

Mit den Kopfanhängen wie bei *Echiniscus*[1]); soweit bekannt, ohne Stilettträger; mit vier Krallen, von denen die inneren bei einigen Species Nebenhaken tragen. Äußere Krallen unbedornt. Wie *Echiniscus* mit einem Panzer versehen, aber dieser besteht aus: Kopfplatte, erster Rumpf- oder Schulterplatte, erster Schaltplatte, zweiter Rumpfplatte (paarig), zweiter Schaltplatte, dritter Rumpfplatte (paarig), dritter Schaltplatte, vierter Rumpf- oder besser Pseudosegmentplatte, und Endplatte.

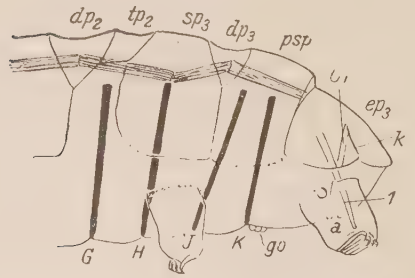


Fig. 230A. Lateralansicht des Hinterendes von *Pseudechiniscus suillus.* Beschriftung vgl. Text sowie Fig. 140, 144 und 147. (Nach 184.)

Die erste Schaltplatte läßt oft Dorsal- und Transversalintersegmentplatte getrennt erkennen; wenn sie einfach ist, grenzt sie immer unmittelbar an die Schulterplatte. Die zweiten und dritten Rumpf- oder Segmentplatten sind stets paarig. Die zweite Schaltplatte zeigt, wie die erste, oft die Trennung in Dorsal- und Transversalintersegmentplatte (Fig. 230A, dp_2, tp_2), sie grenzt immer unmittelbar an die zweite Rumpfplatte. Die Pseudosegmentplatte (*psp*) ist bald unpaar und bildet dann einen Halbring (*Pseudechiniscus suillus*, Fig. 230 B), bald ist sie durch eine mehr oder weniger

[1]) *Pseudechiniscus imberbis* (vgl. S. 397) soll keine Kopfanhänge besitzen.

deutliche mediane Trennung in ein Plattenpaar geteilt (*Pseudechiniscus borealis*, Fig. 236). Wenn THULIN sagt (184, p. 217), daß sich die Gattung *Pseudechiniscus* im Bau des Panzers an *Echiniscus* (*Hypechiniscus*) *gladiator* f. *exarmatus* (Fig. 144—146) anschließt, weil sie fünf Schaltplatten aufweist, so scheint mir das nach den bisher vorliegenden Abbildungen noch nicht ganz sichergestellt zu sein. Bei *Pseudechiniscus bispinosus* (vgl. S. 390), *P. conifer* (vgl. S. 392), *P. spec. 2* (vgl. S. 395), *P. spec. 3* (vgl. S. 396) und P. *imberbis* (vgl. S. 397) sind derartige Verhältnisse in den Plattenintersegmenten nicht erkennbar. Freilich sind die aufgeführten Species weder ausreichend beschrieben, noch genau abgebildet worden; für die gut bekannten Pseudechiniscen besteht THULIN's Angabe zu Recht. Für alle Pseudechiniscen gelten seine Ausführungen über die vierte Rumpfplatte: auf die dritte Schaltplatte (Fig. 230A, dp_3) folgt bei allen Pseudechiniscen ein Panzerelement, dessen ungeteilte Halbringform ich mit THULIN als die ursprüngliche ansehe. Oft ist der Halbring in zwei seitliche Platten geteilt, die den zweiten und dritten Rumpfplatten (den Segmentplatten sp_2 und sp_3 der THULIN'schen Bezeichnungsweise) sehr ähnlich sind. Wie Fig. 230A zeigt, inserieren zwar die intrasegmentalen Transversalmuskeln (K) an dem Halbring, aber die entsprechenden Anheftungsstellen der dorsalen Längsmuskeln liegen am Rostralrand der Endplatte (ep_3). Dieser Halbring kann demnach wegen seiner Beziehungen zur Muskulatur nicht den echten Segmentplatten gleichgestellt werden, sondern ist als unechte, Pseudosegmentplatte (psp), zu bezeichnen. Die Entstehung der Pseudosegmentplatte ist so zu denken, daß die dritte Schaltplatte den Kontakt mit der Endplatte verliert, und daß die Cuticula an dem dadurch entstehenden interstitiellen Querband nach und nach verdickt wird und Plattenkonsistenz annimmt (183, p. 22). Geht man, wie THULIN will, auf *Echiniscus* (*Hypechiniscus*) *gladiator* f. *exarmatus* (Fig. 144) und die Insertion der intersegmentalen Transversalmuskeln J und der intrasegmentalen Transversalmuskeln K zurück, so wäre die Pseudosegmentplatte homolog der rostralen Hälfte der Endplatte und der davorliegenden Cuticula. Da Arten mit dritter Transversalintersegmentplatte, wie *Echiniscus* (*Bryodelphax*) *intermedius* und seine f. *hawaiicus* (Fig. 142, 143), auf die Insertionen der intersegmentalen Transversalmuskeln im dritten Intersegment noch nicht untersucht worden sind, müßte man auf *Parechiniscus chitonides* (Fig. 4) zurückgehen, um die Pseudosegmentplatte der Pseudechiniscen als Homologon der dritten Transversalintersegmentplatte plus rostralem Teil der Endplatte zu erkennen. Diese letzte Homologisierung dürfte die größere Wahrscheinlichkeit für sich haben.

Wie bei *Echiniscus* (*Hypechiniscus*) *gladiator* f. *exarmatus* besitzt die Endplatte der Pseudechiniscen Kleeblattkerben (Fig. 230A, k),

ist aber, soweit bisher bekannt, unfacettiert. Wo eine dritte Transversalintersegmentfurche oder eine selbständige oder fast selbständige dritte Transversalintersegmentplatte ausgebildet ist, wie bei *Parechiniscus* und *Ech.* (*Bryodelphax*) *intermedius* und seiner f. *hawaiicus*, wird die Endplatte als primäre Endplatte bezeichnet (Fig. 3, 4, ep_1). Aus primärer Endplatte plus dritter Transversalintersegmentplatte ist die Endplatte von *Ech.* (*Bryodelphax*) *parvulus*, *Ech.* (*Hypechiniscus*) und *Echiniscus* (s. str.) entstanden; sie heißt sekundäre Endplatte (Fig. 140, 144, 147, ep_2). Bei den Pseudechiniscen hat sich ein rostraler Teil von der sekundären Endplatte abgespalten und mit der davorliegenden Cuticula oder wahrscheinlicher der dritten Transversalintersegmentplatte zur Pseudosegmentplatte vereinigt. Der verbleibende Rest, die Endplatte der Pseudechiniscen, heißt tertiäre Endplatte (Fig. 230 A, ep_3).

Der Buccalapparat der Pseudechiniscen stimmt mit dem der Echiniscen überein, allerdings sind für *Pseudechiniscus islandicus* einzelne Schlundkopfstäbe, also Placoiden, angegeben worden, und Stiletträger, wie sie bei manchen Echiniscen vorkommen, wurden bei Pseudechiniscen bisher nicht beobachtet. Bei einigen Species der Pseudechiniscen tragen die Innenkrallen Nebenhaken, die äußeren Krallen sind glatt. Angeblich bei *Pseudechiniscus islandicus* vorhandene Nebendornen an den äußeren Krallen werden bei Besprechung dieser Art erörtert (vgl. S. 393). Die Einfaltungsstelle am vierten Beinpaar, dessen distale Partie teilweise in die proximale eingefaltet werden kann, ist bei mehreren Arten durch eine Dornfalte gekennzeichnet. Über die Jugendstadien, die Eiablage und die Eier, die zu maximal neun vereinigt abgelegt werden, gilt das bei Erörterung des Genus *Echiniscus* Gesagte (vgl. S. 305).

Anzahl der Species: 13, davon 4 unsichere.

Pseudechiniscus suillus (Ehrbg.) (Fig. 230 B)

1853; 1854 *Echiniscus Suillus* C. G. Ehrenberg 36, p. 530; 37, tab. 35 B A III, fig. 2.
1902—1910 *Echiniscus arctomys* auctor. var., non Ehrenberg.
1905 *Echiniscus mutabilis* J. Murray 85, p. 683, tab. 1, fig. 2a—2d.
1911 *Pseudechiniscus suillus* G. Thulin 183, p. 19, fig. 7, 7a.
1928 *Pseudechiniscus suillus* E. Marcus 81, p. 107, fig. 123.
1928 *Pseudechiniscus suillus* G. Thulin 184, p. 217, 219, fig. 8.

Wird groß; langgestreckt. Augenpigment schwarz, nicht, wie sonst meist bei *Echiniscus* und *Pseudechiniscus*, rot. Platten und Cuticula dazwischen fein granuliert, am feinsten die Kopf- und die Schulterplatte; die caudalen Ränder der zweiten und dritten Rumpfplatte und der Pseudosegmentplatte glatt. Trennungslinien der zweiten und dritten Rumpfplatten oft nur durch fehlende Granulationen angedeutet. Erste und zweite Schaltplatte in einer aus der Figur 230 B ersichtlichen Weise untergeteilt; vierte Rumpfplatte (Pseudosegmentplatte) meist ein

ungeteilter Halbring, zuweilen jedoch mit einer von der Granulation überbrückten medianen Trennungslinie. Papilla cephalica ohrartig. Cirrus lateralis ein ziemlich kurzes Haar mit erweiterter Basis; Clava dünn. Beine lang, dünn, oberseits proximal fein granuliert. Dornfalte fehlt; innere Krallen mit kleinen Nebenhaken.

Länge bis zu 260 μ, ausschließlich der Beine; zweikrallige Jugendformen 86—118 μ. Gelege mit ein bis vier graugelben bis blaßroten Eiern.

Richters (160, p. 284) hält *Pseudechiniscus suillus* und *mutabilis* für verschiedene Species, ohne indessen die Unterschiede zu nennen. Da die Zweiteilung der vierten Rumpfplatte bei *P. mutabilis* oft undeutlich ist (96, p. 126), wie bei *P. suillus* (183, p. 20), und Ehrenberg die Nebenhaken der Innenkralle vermutlich nicht erkennen konnte, bleiben keinerlei Unterscheidungsmerkmale mehr für diese beiden zweifellos identischen Species bestehen.

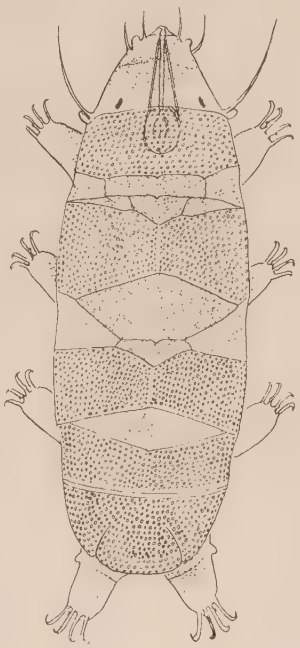


Fig. 230B. *Pseudechiniscus suillus*, dorsal. (Nach 81.)

Vorkommen: Ostgrönland (161, p. 8); Franz-Josephsland (93, p. 672); Spitzbergen (136, p. 168); Island (142, p. 373); mittleres Norwegen (136, p. 168); Lappland (183, p. 21); Mittelschweden (17, p. 138; 183, p. 21); Südschweden (183, p. 21); Südwestschweden (141, p. 349); Bornholm (141, p. 349); Finnland (102, p. 8); Faröer (177, p. 209); Shetlandinseln (91, p. 644); Orkneyinseln (91, p. 644); Schottland, bis 1200 m (85, p. 682; 86, p. 26); Irland (99, p. 3); Mecklenburgische Küste (141, p. 349); Rügen (141, p. 349); Ostpreußen (178, p. 13); Rheinprovinz, Eifel (125, p. 14); Taunus, bei Frankfurt a. M. (134, p. 8); Schwarzwald, bis 1000 m (56, p. 30); Bayerische Alpen, Lenggries, 950 m (77, p. 335); Oberbayern-Salzburg, Steinernes Meer, 1500 m (81, p. 108); Vogesen, bis 1000 m (56, p. 30); Schweizer Jura, bis 1200 m (56, p. 30); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (120, p. 8); Alpen, bis 4000 m (56, p. 30); Monte Rosa-Gruppe, 3500 m (36, p. 530); Mont Blanc, 4300 m (82, p. 15); Rhätikon (58, p. 778); Vorarlberg, Vallüla, 2800 m (81, p. 108); Tirol, Kitzbühel (81, p. 108); Frankreich (125, p. 14); Pyrenäen (81, p. 108); Himalaja, 1000 m (92, p. 269); Malayischer Archipel, Bangka (152, p. 24); Krakatau (63, p. 60); Ost-Lombok, 1600 m (81, p. 108); Tenerifa (55, p. 715); Ascension (152, p. 15); Ostafrika, Uganda (96, p. 120); Brit. Ostafrika (100, p. 138, 143); Ostafrika, Usambara (161, p. 8); Nordtransvaal (100, p. 138, 143); Kapland (95, p. 517); Comoren (152,

p. 19); Sandwichinseln, Oahu (96, p. 151); Australien, Queensland und Neusüdwales (96, p. 126); Neuseeland, Nord- und Südinsel (96, p. 110); südliches Mexiko (57, p. 262); Südamerika, Colombia (158, p. 276; 59, p. 719); Bolivia, 4000 m (101, p. 28); Crozetinseln, Possessioninsel; Kerguelen (137, p. 238); Challengerinsel (153, p. 3).

[? *Pseudechiniscus*] *Echiniscus creplini* C. A. S. Sch. [Spec. dub. et inquir.] (vgl. auch S. 350) (Fig. 191)

1861 *Echiniscus Creplini* C. A. S. Schultze 173, p. 7, tab. [1], fig. [1].
1928 [? *Pseudechiniscus*] *Echiniscus creplini* E. Marcus 81, p. 75, 108, fig. 86.

Diese bereits bei Besprechung der Gattung *Echiniscus* behandelte Art ist bezüglich ihrer Gattungszugehörigkeit zweifelhaft. Aus der Stellung der am weitesten caudalen Lateralhaare, die bei keiner sicheren Art der Genera *Pseudechiniscus* oder *Echiniscus* zwischen der vierten Rumpfplatte und der Endplatte stehen, sondern am Hinterrand der dritten Rumpfplatte, also bei *d*, und in der Kleeblattkerbe, also bei *e*, ist anzunehmen, daß diese Art kein *Pseudechiniscus* ist, wie man nach der Originalabbildung im Hinblick auf die Zusammensetzung des Panzers vermuten würde. Sie gehört vielmehr höchstwahrscheinlich zu *Echiniscus*, und zwar in die Nähe von *Echiniscus quadrispinosus* (vgl. S. 351), bei dem die Kleeblattkerben gleichfalls eine unskulpturierte Querverbindung besitzen, und bei dem sich auch bei *e* jederseits ein laterales Haar findet. Wie das Merkmal einer unskulpturierten Querverbindung der freien Enden der Kleeblattkerben zu bewerten ist, ist bereits geschildert worden (vgl. S. 325, Anm.).

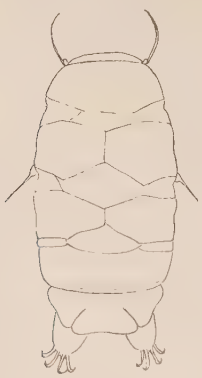


Fig. 231. *Pseudechiniscus bispinosus*, dorsal. (Nach 95.)

Pseudechiniscus bispinosus (J. Murr.) (Fig. 231)

1907 *Echiniscus bispinosus* J. Murray 95, p. 517, tab. 18, fig. 7.
1928 *Pseudechiniscus bispinosus* E. Marcus 81, p. 109, fig. 125.

Klein; rot; mit feinen, hellen Punkten über den Platten und der Cuticula dazwischen. Cirrus lateralis kurz, lateral bei *c* jederseits ein Dorn mit knolliger Basis. Endplatte mit Kleeblattkerben. Dorsalanhänge, Dornfalte und Nebenhaken fehlen.

Länge 130 μ.

Vorkommen: Kapland (95, p. 517).

Pseudechiniscus pulcher (J. Murr.) (Fig. 232)

1910 *Echiniscus pulcher* J. Murray 96, p. 127, tab. 18, fig. 34.
1928 *Pseudechiniscus pulcher* E. Marcus 81, p. 110, fig. 126.

Groß, rot; dorsoventral abgeplattet; kurzbeinig. Sehr feine, helle Punkte auf den Platten. Von diesen die Kopf-, Schulter- und Pseudo-

segmentplatte deutlich begrenzt; die dritte Schaltplatte mit abgesetztem, gerundetem Hinterrand; die erste ungeteilt und mit deutlichem Vorderrand; die zweite und dritte median geteilt, ihr Vorderrand nur schwach angedeutet und in die zweite und dritte Rumpfplatte übergehend. Die Pseudosegmentplatte ein schmales, von der dritten Schalt- und Endplatte deutlich gesondertes, ungeteiltes Band; die Endplatte mit schwachen Kleeblattkerben und undeutlicher Querverbindung derselben. Die Cirri mediales mit ansehnlichen, konischen Ansatzstellen. Cirrus lateralis haarförmig; bei *e* nicht am Rande, sondern etwas weiter dorsal entspringend, ein Haar von 100 μ Länge; bei *b*, *c*, *d* kegelförmige Zapfen. Dorsalanhänge und Dornfalten fehlen; Krallen dünn, die inneren mit kleinen Nebenhaken sehr nahe der Krallenbasis.

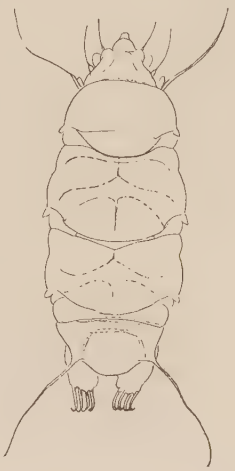


Fig. 232. *Pseudechiniscus pulcher*, dorsal. (Nach 96.)

Länge 300 μ; sehr große, zweikrallige Jugendstadien von 175 μ Länge; Gelege mit bis zu neun Eiern, die größte bei *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* beobachtete Zahl.

Vorkommen: Australien, australische Alpen, 2000 m (96, p. 127).

Pseudechiniscus spec. 1 [Spec. dub. et inquir.]

1908 [07] *Echiniscus spec. 3* F. Richters 149, p. 293.
1928 *Pseudechiniscus spec. 1* E. Marcus 81, p. 110.

Dicht punktiert, auch die Beine. Pseudosegmentplatte geteilt; dritte Schaltplatte breit. Endplatte mit Kleeblattkerben. Dornfalte und Nebenhaken fehlen.

Die Beschreibung reicht zur Kennzeichnung der Art nicht aus, und mangels Abbildung ist auch nichts Näheres über sie zu ermitteln.

Vorkommen: Kerguelen (149, p. 293).

Pseudechiniscus novaezeelandiae (Richt.) (Fig. 233)

1908 *Echiniscus novaezeelandiae* F. Richters 150, p. 205, tab. 17, fig. 3, 3a.
1910 *Echiniscus novaezeelandiae* J. Murray 96, p. 110, 126, 151, tab. 15, fig. 5, tab. 19, fig. 35.
1928 *Pseudechiniscus novaezeelandiae* E. Marcus 81, p. 110, fig. 127.

Meist klein, aber auch mittelgroß bis groß; mäßig fein granuliert, gröber als *Pseudechiniscus suillus* (vgl. S. 388). Wie dort die erste und zweite Schaltplatte mit transversalen Scheidelinien und manchmal auch mit Andeutungen vertikaler Falten. Pseudosegmentplatte nicht, wie in der Originaldiagnose behauptet, einheitlich, vielmehr deutlich zwei-

geteilt; am Hinterrand nahe der Medianlinie mit zwei oft gegabelten Dornen, die bis auf Knöpfe oder nur mäßig hervortretende Winkel reduziert sein können (Fig. 233 B), was die betreffenden Stücke kaum von *P. suillus* trennen läßt. Bei *d* kommt oft jederseits ein kurzer Zapfen vor, und Andeutungen gleicher Gebilde finden sich bei *c*, also lateral am Hinterrand der zweiten Rumpfplatte, und bei *b*, also lateral am Hinterrand der Schulterplatte. Der einzige Lateralanhang, der Cirrus lateralis, ist im allgemeinen ein fast gerades Haar, die Clava ist ziemlich groß. Von den langen Beinen trägt das erste einen zarten Dorn, das vierte nahe der Basis eine abgestutzte Papille, Dornfalte und Nebenhaken fehlen.

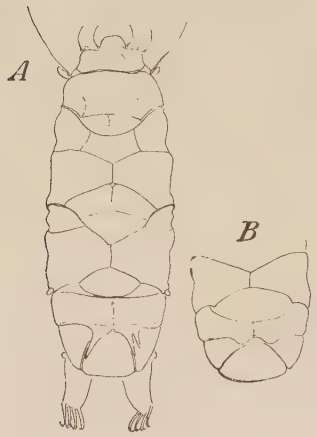


Fig. 233. *Pseudechiniscus novaezeelandiae*. A dorsal; B mit reduzierter Bedornung der vierten Rumpfplatte, dorsal. (Nach 96.)

Länge bis zu 208 μ und mehr, ausschließlich der Beine; meist um 190 μ lang. Gelege mit bis zu vier Eiern. Wie *Pseudechiniscus suillus* und viele Angehörige dieser Gattung und der Gattung *Echiniscus* wächst auch diese Species nach Eintritt der Geschlechtsreife noch weiter. Wie ungeeignet geographische nach dem ersten Fundort gewählte Namen für Tardigraden sind, lehrt diese Art, wie auch *Echiniscus merokensis* Richt., *Hypsibius chilenensis* (Plate) und andere.

Vorkommen: Sandwichinseln, Oahu (96, p. 151); Australien, Neusüdwales, bei Sydney und in den blauen Bergen (96, p. 126); Neuseeland, Nord- und Südinsel, bis 1000 m (96, p. 111; 150, p. 205); Südamerika, Colombia (158, p. 276; 59, p. 719).

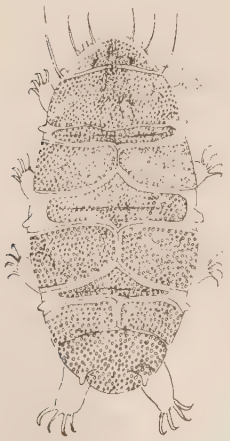


Fig. 234. *Pseudechiniscus conifer*, dorsal. (Nach 139.)

Pseudechiniscus conifer (Richt.) (Fig. 234)

1904 *Echiniscus conifer* F. Richters 139, p. 73, tab. 5, fig. 8.

1928 *Pseudechiniscus conifer* E. Marcus 81, p. 111, fig. 128.

Kaum mittelgroß; Platten ziemlich grob granuliert, die Granula kleine Knöpfchen; die Cuticula zwischen den Platten unskulpturiert. Die dritte Schaltplatte mit einer transversalen Mittelfalte. Außer den Kopfanhängen und dem Cirrus lateralis, der haarförmig ist, finden sich an Anhängen laterale, kegelförmige Zapfen bei *b*, *c*, *d*, *e*. Beine proximal granuliert, distal glatt, ohne Dornfalte und Nebenhaken.

Länge 200 μ; Gelege mit drei Eiern.

Vorkommen: Murtensee, Kt. Freiburg-Schweiz (122, p. 3); Alpen, Engadin (2, p. 9); Luganer See bei Gandria (139, p. 73; 56, p. 31).

Pseudechiniscus islandicus (Richt.) (Fig. 235)

1904 *Echiniscus islandicus* F. Richters 142, p. 374, fig. 1.
1907 *Echiniscus islandicus* J. Murray 91, p. 651, tab. 1, fig. 4—4b.
1928 *Pseudechiniscus islandicus* E. Marcus 81, p. 111, fig. 129.

Sehr groß; farblos bis braun. Skulptur aus feinen, in den mittleren Partien aller Platten ein unregelmäßiges Netzwerk bildenden Perlpunkten bestehend. Erste und zweite Schaltplatte transversal zweigeteilt; die Endplatte mit tiefen Kleeblattkerben. Cirrus lateralis und der Lateralanhang bei *e* sehr lange Haare, bei *b*, *c* und *d* leicht gekrümmte, etwa 48 μ lange Dornen. Dorsal ein Paar kräftige, breite Dornen von etwa 55 μ Länge am Caudalrand der Pseudosegmentplatte, nahe der Medianlinie; ferner dorsolateral, auf den Seitenfeldern der Endplatte, jederseits zwei Zähnchen; außerdem an den Caudalrändern der Schulter-, zweiten und dritten Rumpfplatte, also über *b*, *c* und *d*, dorsomedian bis dorsolateral ansitzende Zähnchen in variabeler Anzahl, in dem abgebildeten Stück im ganzen vier über *b*, acht über *c*, vier mediane und zwei laterale, also sechs über *d*. Auf dem ersten Beinpaar ein kleiner Dorn; Dornfalte spitzzähnig; Innenkrallen mit kleinen, basalwärts gerichteten Nebenhaken.

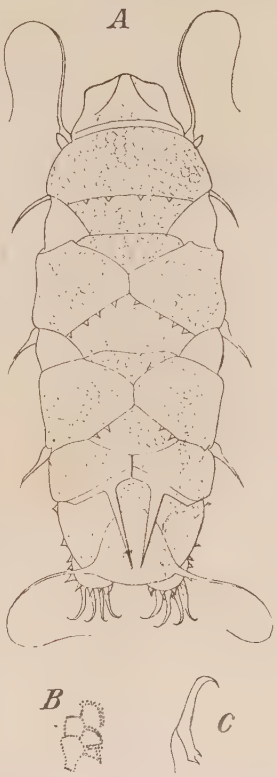


Fig. 235. *Pseudechiniscus islandicus*. A dorsal; B Plattenskulptur; C Innenkralle. (Nach 91.)

Länge über 500 μ; zweikrallige Jugendstadien nach Richters bis 304 μ. Gelege mit bis zu drei ovalen, gelbbraunen Eiern.

Es kommen Stücke vor, bei denen zwei annähernd aufrechte Dornen auf der dritten Rumpfplatte stehen, die kürzer, dünner und weiter von der Medianlinie entfernt sind, als die Anhänge der Pseudosegmentplatte (177, p. 209). Die Angabe der Originaldiagnose, daß bei dieser Art Schlundkopfeinlagerungen, und zwar jederseits drei Körnchen, auftreten, ist höchstwahrscheinlich auf die drei starren Leisten, die überall bei *Echiniscus* und *Pseudechiniscus* vorhanden sind, zu beziehen (vgl. jedoch auch die Erörterung der folgenden Species). Auch das Vorhandensein eines Dorns an den äußeren Krallen, den

Richters (142, p. 374) beschreibt, scheint mir unwahrscheinlich, da J. Murray nichts davon erwähnt.

Vorkommen: Island (142, p. 374); Faröer (177, p. 209); Shetlandinseln (91, p. 652); Schottland (91, p. 652); Schweiz, Matterhorn (122, p. 6).

Pseudechiniscus borealis (J. Murr.) (Fig. 236)

1907 *Echiniscus borealis* J. Murray 93, p. 674, tab. 1, fig. 1.
1928 *Pseudechiniscus borealis* E. Marcus 81, p. 112, fig. 130.

Groß; Platten und Cuticula dazwischen hell punktiert; erste und zweite Schaltplatte transversal zweigeteilt; Kleeblattkerben mit den Andeutungen einer Querverbindung; Cirri mediales externi als gebogene Stacheln ventral am Kopf hervortretend; der Cirrus lateralis ein sehr langes Haar (160 μ); die Clava spitz-dreieckig; bei *b*, *c*, *d* lateral geschwungene Dornen, bei *e* ein langes Lateralhaar. Außenränder aller Platten mit vielen kleinen Stacheln, von denen die an der Pseudosegmentplatte am stärksten sind. Dorsal über *c* und *d* je ein Paar medianwärts gerichteter, kräftiger Dornen und außerdem dorsolateral über *d* und am Caudalrand der Pseudosegmentplatte je ein Paar kurzer Zacken. Viertes Beinpaar außen nahe der Basis mit starkem, geradem Dorn und kurzem, gerundetem Zapfen, sowie mit spitzzähniger Dornfalte. Alle Krallen ohne Nebenhaken.

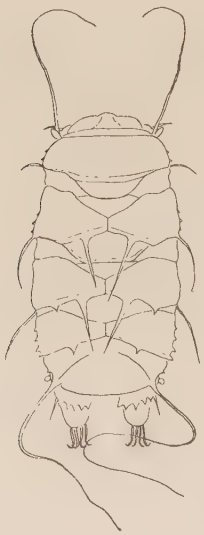


Fig. 236. *Pseudechiniscus borealis*, dorsal. (Nach 93.)

Länge 310 μ; zweikrallige Jugendstadien 192 μ; Gelege mit drei elliptischen Eiern.

Auffallend ist, daß J. Murray, der auch den *Pseudechiniscus islandicus* vor sich hatte, bei dessen Beschreibung (91, p. 651—652) nichts über die Schlundkopfstäbe sagt, hier aber, bei der Abgrenzung des *Pseudechiniscus borealis* gegen nahestehende Species, die Schlundkopfstäbe des *Pseudechiniscus islandicus* zweimal als tatsächlich vorhanden angibt.

Vorkommen: Franz-Josephsland (93, p. 674; 161, p. 10).

Pseudechiniscus victor (Ehrbg.) (Fig. 237)

1853; 1854 *Echiniscus Victor* C. G. Ehrenberg 36, p. 530; 37, tab. 35 B A III, fig. 4.
1928 *Pseudechiniscus victor* E. Marcus 81, p. 113, fig. 131.

Beschreibung und Abbildung stimmen mit denen von *Pseudechiniscus borealis* überein, abgesehen von geringfügigen, dem *Pseudechiniscus victor* fehlenden, vermutlich von seinem Autor übersehenen

Einzelheiten. Als trennende Charaktere ließen sich anführen: Die sehr eigenartige und nur hier und bei der zweifelhaften Species [? *Pseudechiniscus*] *Echiniscus creplini* (vgl. S. 350, 390) vorkommende, am leichtesten wohl als Zeichenfehler erklärbare Stellung des hintersten Lateralhaares zwischen Pseudosegment- und Endplatte, ferner das Fehlen der beiden kurzen, dorsolateralen Zacken am Hinterrand der dritten Rumpf- und Pseudosegmentplatte. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist die Art mit der vorigen identisch.

Vorkommen: Spitzbergen (160, p. 285); Alpen, Monte Rosa-Gruppe, 3500 m (36, p. 530; Matterhorn, 3800 m (56, p. 30).

Fig. 237. *Pseudechiniscus victor*, dorsolateral. (Nach 37.)

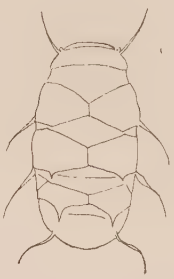


Fig. 238. *Pseudechiniscus spec. 2*, dorsal. (Nach 55.)

Pseudechiniscus spec. 2 [Spec. inquir.] (Fig. 238)

1908 *Echiniscus spec.* F. Heinis 55, p. 715, fig. 2.
1928 *Echiniscus spec. 2* E. Marcus 81, p. 113, fig. 132.

Granulation nicht festgestellt; die dritte Schaltplatte mit transversaler Falte. Cirrus lateralis, sowie die Anhänge bei *c*, *d* und *e* als Haare ausgebildet. Dorsal jederseits ein kleiner, dreieckiger, stumpfer Dorn am Hinterrand der dritten Rumpfplatte, also über *d* und am Hinterrand der Pseudosegmentplatte jederseits ein längerer Dorn. Nach den Anhängen bei *e* zu urteilen, ist eine Kleeblattkerbe vorhanden. Dornfalte vorhanden; keine Nebenhaken.

Auf eine gewisse, allerdings wohl auf die hinteren Dorsalanhänge beschränkte Ähnlichkeit dieser Art mit *Pseudechiniscus novaezeelandiae* (vgl. S. 391) hat J. Murray (96, p. 111) aufmerksam gemacht.

Vorkommen: Kanaren, Tenerifa (55, p. 715).

Pseudechiniscus spec. 3 [Spec. inquir.] (Fig. 239)

1914 *Echiniscus spec.* F. Heinis 59, p. 721, fig. 44.
1928 *Pseudechiniscus spec. 3* E. Marcus 81, p. 114, fig. 133.

Skulptur ziemlich grob und locker, auf die Platten beschränkt. Alle Schaltplatten einheitlich. Cirrus lateralis und die Anhänge bei *c* und *d* haarförmig. Dorsal die beiden Dornenpaare in gleicher Position und Größe wie bei der vorigen Art. Dornfalte vorhanden, ebenso auch Nebenhaken an den Innenkrallen.

Vorkommen: Südamerika, Colombia (59, p. 721).

Fig. 239. *Pseudechiniscus spec. 3*, dorsal. (Nach 59.)

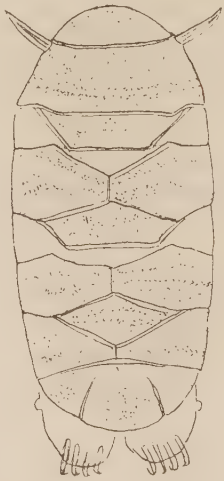


Fig. 240. *Pseudechiniscus cornutus*, dorsal. (Nach 146.)

Pseudechiniscus cornutus (Richt.) (Fig. 240)

1906 *Echiniscus cornutus* F. Richters 146, p. 269.
1907 *Echiniscus cornutus* F. Richters 147, p. 197, fig. 1.
1928 *Pseudechiniscus cornutus* E. Marcus 81, p. 114, fig. 134.

Mittelgroß; mit relativ großen, elliptischen Augen (Durchmesser 7 μ). Der proximale Teil der Beine, die Platten, sowie die Cuticula dazwischen fein granuliert; auf der Schulterplatte eine W-förmige Figur und dahinter eine transversale Linie in der Skulptur ausgespart. Alle Schaltplatten einheitlich. Tiefe Kleeblattkerben. Cirri mediales interni kegelförmige Knöpfchen, die Cirri mediales externi nach innen gekrümmte, 12 μ lange, an der Basis 3 μ dicke Dornen, die Papilla cephalica nicht wie sonst kegelförmig zugespitzt, sondern zylindrisch, stumpf abgeschnitten, sehr kurz, aber 6 μ dick. Cirrus lateralis nur 36 μ lang, aber 6 μ breit, dolchförmig; also gegenüber den sonst an dieser Stelle sitzenden Haaren sehr verbreitert. Weder laterale noch

dorsale Körperanhänge. An der Basis des vierten Beinpaares außen ein Zapfen. Dornfalte und Nebenhaken fehlen. Die Art ist an feuchten Biotopen gefunden worden, was für Echiniscen ungewöhnlich ist.

Länge bis 216 μ; zweikrallige Jugendformen von 138 μ, mit 8 μ langen, dolchförmigen Cirri laterales. Gelege mit drei Eiern.

Vorkommen: Rheinpfalz (147, p. 197); Schwarzwald (56, p. 31); Umgegend von Basel (58, p. 776); Meran (125, p. 14).

Pseudechiniscus imberbis (Richt.) [Spec. inquir.] (Fig. 241)

1908 *Echiniscus imberbis* F. Richters 153, p. 4, tab. 1, fig. 3.
1928 *Pseudechiniscus imberbis* E. Marcus 81, p. 114, fig. 135.

Wird sehr groß; kräftig gepanzert. Granulation der Platten spärlich und zerstreut, nur die Endplatte dichter granuliert. Kleeblattkerben vorhanden. Cirrus lateralis ein mittellanges Haar, ebenso der Lateralanhang bei *d*, bei *c* ein lateraler Dorn. Cirri mediales interni und externi, sowie Papilla cephalica fehlen dieser Art, die danach die einzige Art der Ordnung ohne Kopfanhänge ist. Dorsal kurze Dornen am Hinterrand der zweiten Schaltplatte und am Hinterrand der Pseudosegmentplatte. Dornfalte fehlt; die Innenkrallen mit basalwärts gerichteten Nebenhaken.

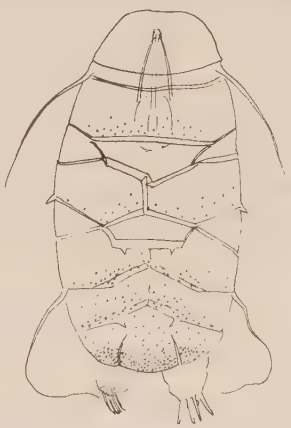


Fig. 241. *Pseudechiniscus imberbis*, dorsal. (Nach 153.)

Länge 272—416 μ.

An Stelle des Lateraldornes bei *c* wurde einseitig ein kurzes Haar, ebenso an Stelle des dorsalen Dornes einseitig ein langes Haar und an Stelle eines dorsalen Dornes einseitig zwei Dornen gefunden. Die Bedornung des Caudalrandes der zweiten Schaltplatte stellt einen sehr eigenartigen Charakter dieser durch das Fehlen der cephalen Anhänge vollends isolierten Species dar.

Vorkommen: Südgeorgien (153, p. 4).

2. Ordnung Eutardigrada (Richters 1926) Marcus 1927 char. emend. (Eutardigrada Richters 1926 part.).

Im allgemeinen ohne Kopfsinnesanhänge, nur *Milnesium* mit oralen; die lateralen, Cirrus lateralis und Clava, jedenfalls stets fehlend. Stammteil der Extremität kurz, ohne einen einfaltbaren mittleren Abschnitt. Schlundkopftaschen lateral versteift durch einzelne Körner oder Stäbe, bei *Milnesium* ohne Versteifung. Krallen untereinander verschiedenartig (heteronych), und zwar die podialen Terminalorgane eines Beines so gebaut, daß zwei voneinander getrennte Krallenpaare

(in den Diagnosen kurz „Krallen" genannt) entstehen; jedes Krallenpaar (in den Diagnosen „jede Kralle") aus zwei mindestens basal verwachsenen Krallen (in den Diagnosen als „Haupt- und Nebenast" bezeichnet) bestehend. Bei *Milnesium* sind Haupt- und Nebenast (dieser Steighaken" genannt) nicht miteinander verwachsen. Zwei laterale und eine dorsale Darmanhangsdrüse (Vasa malpighii) vorhanden; die Gonodukte münden in den Enddarm, wodurch dessen caudale Öffnung zur Kloake wird.

Obwohl Kopfanhänge bei den Eutardigraden fehlen, sind doch cephale Nerven vorhanden, die nach THULIN sämtlichen bei Tardigraden überhaupt vorkommenden Sinnesanhängen, insgesamt 19 (11 bei den Heterotardigraden, 8 bei *Milnesium*) entsprechen (184, p. 226). Die Kopfpapillen einiger Hypsibien, wie *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *ornatus* (vgl. S. 469), sind rein cuticular und nicht innerviert (78, p. 150; 184, p. 225). Die sechs Rostralpapillen von *Milnesium* werden von sechs Rostralganglien versorgt, die mit dem Centralnervensystem in noch nicht näher beschriebener Weise in Verbindung stehen. Rostralganglien finden sich auch bei den übrigen Eutardigraden, wo sie früher (163, p. 15) als rostrale Drüsen gedeutet worden waren. Die von den sechs Rostralganglien der Echiniscoiden abgehenden Kopfnerven endigen in der Epidermis in der Umgebung der Mundöffnung (184, p. 225). Die Papilla cephalica der Heterotardigraden, die von der Rostralkante des Oberschlundganglions aus innerviert ist, hält THULIN nicht für homolog den lateralen bis ventrolateralen Kopfpapillen bei *Milnesium*, da diese von je einem kleinen Ganglion aus innerviert werden, das mit dem Ventralrand des Lobus externus nervös verbunden ist. Über die Stellung der Augen bei den Eutardigraden wird in der Gattungserörterung von *Macrobiotus* gesprochen (vgl. S. 401).

Der in obenstehender Diagnose zum Ausdruck gebrachten Auffassung, daß jede Eutardigradenextremität vier Krallen besitzt, die zu zwei Paaren verwachsen sind, steht THULIN's Auffassung gegenüber (183, p. 53f.; 184, p. 226f.). Danach handelt es sich bei den podialen Terminalorganen der Eutardigraden um zwei Elemente an jedem Bein, jedes besteht, wie bei den Echiniscoiden, aus einer kurzen Zehenpapille (der Krallenhaut) und einer hakenförmigen Kralle. Diese zeigt einen Basalabschnitt und zwei Äste, den Haupt- und den Nebenast. Die Nebenäste stehen außer Zusammenhang mit der Zehenpapille, an dieser ist vielmehr nur die Dorsalseite vom Basalabschnitt und vom Proximalteil des Hauptastes angeheftet. Hieraus schließt THULIN, daß nur Krallenbasis plus Hauptast homolog der Heterotardigradenkralle ist, und der Nebenast dem Nebenhaken der Innenkralle der Echinoscoiden oder dem Dorn, der bei manchen Echiniscen an der Außenkralle vorkommt, entspricht. Die für beide Ansichten vorgebrachten Gründe werden im Rahmen der allgemein-systematischen

Ausführungen erörtert (vgl. S. 560–561). Gegenüber den Heterotardigradenkrallen zeichnen sich die der Eutardigraden einmal dadurch aus, daß Haupt- und Nebenast in verschiedenen Ebenen gekrümmt sind. Thulin nimmt an, daß dieses Merkmal bei den drei Eutardigradengattungen in verschiedener Weise zustande gekommen ist (184, p. 227). Außerdem zieht die freilich noch nicht für alle Eutardigradenspecies nachgewiesene Krallenrückenleiste dorsal am Hauptast entlang. Sie beginnt an der Zehenpapille und endet mit zwei feinen, distalwärts von der Spitze des Hauptastes hervortretenden Nebenspitzen, die bei Betrachtung des Hauptastes von vorn als helle Punkte erkennbar sind. An den besonders feinen Hauptästen mancher Hypsibien, wie des *Hypsibius oberhaeuseri*, und auch bei *Milnesium* ist die Krallenleiste nicht von dem Hauptast zu unterscheiden; möglicherweise fehlt sie bei diesen dünnen Hauptästen.

Anzahl der Genera und Subgenera 7. Anzahl der Species 150, davon 58 unsichere.

1. Familie. Macrobiotidae Thulin 1928

Ohne Kopfsinnesanhänge; Mundöffnung nicht durch Klappen verschließbar; Schlundkopftaschen mit lateralen Versteifungen; Stilette kräftig mit medialwärts gerichteter Konvexität der Biegung. Haupt- und Nebenast der Kralle nicht vollständig getrennt, an der hinteren (äußeren) Kralle jedes Beines die Aufteilung in Basal- und Terminalkralle (vgl. Erörterung) mehr oder weniger vollständig; die vordere (innere) Kralle jedes Beines ohne derartige Aufteilung.

Bei einer Reihe von *Macrobiotus*-Arten (vgl. Erörterung der Gattung *Macrobiotus*) ist die Mundöffnung von einem Lamellenkranz umgeben; Länge und Weite der Mundröhre, wie auch die Form des Schlundkopfes sind innerhalb dieser Familie weitgehend variabel. Die Stilette sind kräftiger als bei allen übrigen Tardigraden. Die Schlundkopfeinlagerungen (Placoiden, Bacilli), bei denen Makro- und Mikroplacoiden (184, p. 230) unterschieden werden, sitzen an den Wänden der Schlundkopftaschen einander gegenüber (vgl. S. 74, Fig. 45); mit ihnen alternierend angeordnet sind die am caudalen Ende der Mundröhre entspringenden, also im rostralen Teil des Schlundkopfes gelegenen Apophysen, sowie die drei selten beobachteten, im caudalen Teil des Schlundkopfes eingelagerten Scheibchen, die Septula (Fig. 45. *spt*). Apophysen und Septula bezeichnen die rostrale und caudale Grenze des bei den Saugbewegungen sich erweiternden Abschnittes des Schlundkopflumens und fixieren die Enden der axialen Kanten der drei Zellreihen des Schlundkopfes. Die Apophysen sind in drei Paaren vorhanden, wahrscheinlich auch die Septula. Die paarigen Placoidenreihen der Macrobiotidae können vielleicht als medianwärts gerückte und dabei aufgespaltene Abkömmlinge der terminal die Schlundkopftaschen der

Heterotardigraden abschließenden Randleisten aufgefaßt werden (78, p. 132), da die Randleisten jederseits die Schlundkopftaschen umfassen. Die Trennung der äußeren (hinteren) Kralle in eine Basal- und eine Terminalkralle ist bei den Untergattungen und Arten des Genus *Hypsibius* schrittweise zu verfolgen, während bei den meisten Arten der Gattung *Macrobiotus* die beiden Krallen eines Beines nur wenig voneinander verschieden sind. Bei *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *ornatus* und anderen Arten ist der Hauptast ebenso dick wie der Basalabschnitt der Kralle und starr mit ihm verbunden, sodaß der Krallenstamm einen einheitlichen Haken bildet. Bei den meisten Hypsibien dagegen ist die Verbindung zwischen Hauptast und Basalabschnitt biegsam und der Hauptast ist gestreckter und schlanker geworden. Am weitesten ist die Veränderung bei *Hypsibius oberhaeuseri* gegangen. Hier ist die Hinterkralle aufgeteilt in eine dicke, an der Ventralseite der Zehenpapille angeheftete Basalkralle, die aus dem Basalabschnitt und dem Nebenast besteht, und eine dünne Terminalkralle, die etwa von der Spitze der Zehenpapille entspringt und den fast selbständig gewordenen Hauptast repräsentiert (184, p. 228). Auch die Verschiedenheit der Vorder- und Hinterkralle ist bei diesen extrem heteronychen Hypsibien des *oberhaeuseri*-Typus [den *Hypsibius* (s. str.)-Arten meiner Bezeichnungsweise] und den Angehörigen des Subgenus *Diphascon* am deutlichsten ausgebildet.

Thulin's Aufteilung der Eutardigraden in zwei Familien entspricht dem natürlichen System der Ordnung. Die Übereinstimmung im Bau der Gonodukte und Darmanhangsdrüsen, die Kürze des Extremitätenstammes in beiden Gruppen und die durch einen zwanglosen Übergang verbundene Form der podialen Terminalorgane lassen die beiden Familien der Eutardigraden als nahe zusammengehörig erscheinen. Ein so beträchtlicher Unterschied, wie zwischen hochstehenden Arthrotardigraden, etwa *Batillipes*, und hochstehenden Echiniscoiden, etwa *Echiniscus* (s. str.)- oder *Pseudechiniscus*-Arten, besteht zwischen primitiven Eutardigraden, also nach meiner Auffassung, die den Nachdruck auf den Bau der Krallen legt, den Macrobioten und hochstehenden Eutardigraden, also nach meiner Auffassung *Milnesium*, nicht. Zwischen hochstehenden Macrobiotiden, also den Hypsibien aus der Verwandtschaft des *Hypsibius oberhaeuseri* und den hochstehenden Arctisciden wird die Zahl der Unterschiede geringer als bei einem Vergleich zwischen *Macrobiotus* und *Milnesium*. Die weitgehende Divergenz beider Gruppen in der hypothetischen Stammesentwicklung der Heterotardigraden läßt mich bei diesen im Gegensatz zu Thulin (184, p. 210) Unterordnungen, die Kontinuität in der Stufenfolge der Eutardigradengenera mit Thulin (184, p. 228) Familien unterscheiden. Auf die Differenz in unseren Ansichten über die primitiven und die sekundären Merkmale in beiden

Familien wird in der Erörterung der allgemeinen Systematik eingegangen (vgl. S. 561—562).

Anzahl der Genera und Subgenera 6. Anzahl der Species 147, davon 57 unsichere.

1. Genus. ***Macrobiotus*** (C. A. S. Schultze 1834) Thulin 1911, 1928 char. emend. (vgl. Fig. 41a, 42)

Cuticula weich, ohne dorsale Panzerung; Kopf ohne Sinnesanhänge. Schlundkopf, mit Ausnahme der in Häutung befindlichen sogenannten „Simplexstadien" (vgl. S. 171), mit cuticularen Einlagerungen. Jedes Bein mit zwei doppelhakigen, meist gleich großen Krallen, deren Hauptäste gegeneinander, und deren Nebenäste voneinander gewandt sind.

Körper schlank, meist etwa viermal so lang wie breit. Neben der meist glatten Cuticula kommen auch einige wenige Species mit skulpturierter Cuticula vor. Augenpigment bei manchen Arten vorhanden, bei anderen nicht, manche hinsichtlich dieses Charakters variabel. Für gewöhnlich sitzen die Augen etwa in der Mitte des äußeren Gehirnlappens dorsal von der Ursprungsstelle der lateralen Schlundkonnektive und caudal von der durch Muskelinsertionen bedingten Einschnürung, die den Kopf in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt teilt. Dieser bei den Eutardigraden normale Typus ist von Thulin als der der hinteren Augen bezeichnet worden (184, p. 242). Bei *Macrobiotus furciger*, *M. spectabilis* und einigen anderen Arten finden sich vordere Augen, die am Rostralrande des Lobus externus des Gehirns, also vor der Einschnürung des Kopfes liegen (vgl. Fig. 28, S. 44). Durch die weniger ventrale als nach vorn gerichtete Lage der Mundöffnung kommt ein habitueller Unterschied gegenüber *Hypsibius* zustande; es gibt jedoch Macrobioten, die an *Hypsibius* (*Macrobiotus intermedius*, vgl. S. 416) und Hypsibien, die an *Macrobiotus* erinnern, so *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *prosostomus* (vgl. S. 483). Bei vielen Arten ist die Mundöffnung von einem Kranz cuticularer Mundlamellen umgeben, von denen meist jede, wenigstens in den untersuchten Fällen, zwei Stützlamellen besitzt, eine innere an der Innenfläche und eine äußere, schief zur Außenfläche der Lamelle verlaufende. Die Wand der meist ziemlich großen Mundhöhle wird von zwei bis drei versteifenden Ringen gebildet, die fernrohrartig ineinander eingeschoben sind. In die caudale Partie der Mundhöhle münden die Stilettscheiden. Diese sind teils mit den Seiten der Mundröhre, teils mit der rostralen, verdickten Partie einer Brücke verwachsen, die von der Ventralwand der Mundhöhle ausgeht und an der Ventralseite der Mundröhre etwas rostral von den Stiletträgern endet. Dieser die Stilettscheiden stützende Scheidenhalter bedingt eine weitgehende Verschiedenheit des dorsalen

und ventralen Teils des Mundröhrenanfangs.[1]) Ventral liegen die Stilettscheiden, die medial mit dem Scheidenhalter verwachsen sind (Fig. 41 A, S. 71). Die dorsalen Stilettprotractoren entspringen von den Seiten der Mundröhre, dorsal von den Stilettscheiden; die ventralen Protractoren entspringen von der rostralen erweiterten Partie des Scheidenhalters. Die Mundröhre selbst ist vorn mehr oder weniger stark gekrümmt und besitzt dorsal meist keine Vorsprünge (184, p. 237). Daß freilich auch Ausnahmen vorkommen, die einigermaßen aus dem für *Macrobiotus* Typischen herausfallen, zeigt der Buccalapparat von *Macrobiotus coronifer* (Fig. 284F, S. 450). Bei dieser Species verläuft die Mundröhre ähnlich wie die als Typus oben abgebildete (Fig. 41 A, S. 71) von *M. intermedius*, und auch ein Scheidenhalter findet sich bei beiden Species. Aber der Scheidenhalter des *M. coronifer* ist auffallend kurz und im caudalen Teil sehr zart, im rostralen dagegen verstärkt. Er entspringt hier aus einem ventralen Fortsatz der Mundröhre, von dem zwar nicht festgestellt werden konnte, ob er paarig sei, dem aber dorsal zwei Fortsätze, also paarige Bildungen, die sich in der abgebildeten Lateralansicht vollständig decken, entsprechen. Der Bau des Rostralteils der Mundröhre von *M. coronifer* zeigt also neben dem Grundtypus der Macrobioten-Mundröhre auch Züge, die an Hypsibien, und zwar an das Subgenus *Hypsibius* (s. str.) mit seinen hakenförmigen Muskelansatzvorsprüngen erinnern (vgl. Fig. 41 B, S. 71). Die Stilettscheiden des *M. coronifer* sitzen nicht etwa rein lateral, wie bei *Hypsibius*, sondern mehr ventralwärts, wie sonst bei den Macrobioten. In den hinteren Partien verläuft die Mundröhre bald gerade, bald dorsalwärts, bald ventralwärts konvex, diese drei Typen gehen ineinander über (184, p. 243). Die Weite der Mundröhre variiert bei den hierauf untersuchten Species von 8% (*Macrobiotus intermedius*) bis zu 18% (*Macrobiotus richtersii*, *M. spectabilis*) der Schlundkopflänge.

Die Stilette sind gewöhnlich kräftig und fast immer stark gebogen; oft sind sie dorsoventral abgeflacht. Ihre gespaltene Basis (Furca), an deren Knöpfen die Stilettprotractoren inserieren, greift in die Stilettträger, die rostrocaudal abgeplattet sind. Über die Anordnung der Apophysen, Macro- und Microplacoiden und Septula ist in der Familienerörterung (vgl. S. 399) und auch früher schon gesprochen worden. In jeder Kante des dreistrahligen Schlundkopflumens liegen zwei Placoiden eng aneinander, sodaß im ungequetschten Totalpräparat und im ausgestoßenen Buccalapparat der Simplexstadien nur im ganzen drei Reihen ausgebildet zu sein scheinen. Ein Reihenpaar liegt ventral, zwei dorsolateral, entsprechend der Form des Schlundkopflumenquerschnittes,

[1]) Die im folgenden beschriebenen Bauverhältnisse sind noch nicht für alle *Macrobiotus*-Arten sichergestellt. Besonders die Nachuntersuchung von *Macrobiotus hufelandioides*, *M. rubens* und *M. annae* hält Thulin in diesem Sinne für wünschenswert (184, p. 262).

der ein Dreieck mit dorsaler Basis und ventral gerichteter Spitze bildet. Da, wie bemerkt, Apophysen und Septula mit den Placoidenreihenpaaren alternieren, sitzt ein Apophysenpaar dorsal und zwei sitzen ventrolateral.

Haupt- und Nebenäste der Krallen sind so angeordnet, daß der Hauptast der hinteren oder äußeren Kralle rostralwärts vom Nebenast, der Hauptast der vorderen oder inneren Kralle caudalwärts vom Nebenast steht; es flankieren also die Nebenäste beider Krallen die innenstehenden Hauptäste. Haupt- und Nebenast können annähernd gleich groß oder auch sehr verschieden lang sein. Wenn bei annähernd gleich langem Haupt- und Nebenast beide Äste basal bis zur halben Länge des Hauptastes vereinigt sind, so spricht man vom *hufelandii*-Typus der Kralle. Divergieren bei annähernd gleich langem Haupt- und Nebenast beide Äste von der Basis aus, ohne ein erhebliches Stück miteinander verbunden zu sein, so spricht man vom *echinogenitus*- oder V-Typus. Krallen, bei denen der Hauptast viel länger ist als der basal in ungefähr rechtem Winkel von ihm abgehende Nebenast, gehören zum *macronyx*-Typus. Alle drei Typen kommen bei *Macrobiotus* vor, aber eine sichere Gruppierung ermöglichen sie nicht, da manche Arten in der Jugend Krallen vom *echinogenitus*-Typ, im Alter solche vom *hufelandii*-Typ besitzen. Die beiden Krallen eines Beines sind gleich groß, doch kommen Ausnahmen vor (*Macrobiotus polaris*, *M. orcadensis*, *M. hufelandioides*, *M. spec. 9*). Bei gleicher Größe ähneln beide Krallen einander spiegelbildlich. Bei Arten mit besonders langem Hauptast, wie bei *Macrobiotus ambiguus*, scheint es, als wären beide Krallenäste in derselben Ebene gebogen. Tatsächlich aber sind die Biegungsebenen nur parallel, fallen also nicht zusammen, und die verschiedenen Krallenäste folgen bei allen *Macrobiotus*-Arten in derselben Anordnung. Oft befindet sich an der Krallenbasis eine ringförmige Verdickung der Cuticula, die manchmal gefältete und mit Dornen versehene Lunula (vgl. Fig. 283 C).

Die Eier werden meist frei, bald einzeln, bald in Klumpen von vier bis acht oder mehr zusammen und nur bei einigen wenigen Arten (z. B. *Macrobiotus macronyx* und *M. rubens*) in die abgestreifte Cuticula, zu Gelegen vereinigt, abgelegt. Die frei abgelegten Eier sind mit verschieden gestalteten Ausschüssen der Schale versehen.

Anzahl der Species 68, davon 33 unsichere.

Macrobiotus aculeatus-Gruppe[1])

Cuticula mindestens zum Teil bestachelt, granuliert oder punktiert.

Macrobiotus aculeatus J. Murr. (Fig. 242)

1910 *Macrobiotus aculeatus* J. Murray 96, p. 139, tab. 18, fig. 27a—27e.
1928 *Macrobiotus aculeatus* E. Marcus 81, p. 117, fig. 136.

[1]) Für die Einteilung der Gattung *Macrobiotus* in Gruppen gilt das bezüglich der *Echiniscus*-Gruppen Gesagte (vgl. S. 313—314). Wie für die *Echiniscus*-Arten (vgl. S. 314),

Kaum mittelgroß; selten groß. Nur große, alte Exemplare einheitlich dicht pigmentiert; die übrigen, abgesehen vom Magen, farblos; meist mit Augenpigment. Cuticula mit zwei bis sechs weißen, kegelförmigen, weichen Dorsalfortsätzen paarweise über dem zweiten, dritten und vierten Beinpaar. Stilette dünn und gebogen; Mundröhre eng, im Schlundkopf erweitert; dieser annähernd kugelig, mit breiten, die ersten Einlagerungen manchmal nahezu verdeckenden Apophysen. Die drei Körner oft breiter als lang; ein undeutliches Komma ist vorhanden. Krallen sehr schlank; Haupt- und Nebenast an Größe sehr verschieden, auf halber Länge des Hauptastes verwachsen. Eier klein, die Ausschüsse mit kleiner, konischer Basis und sehr dünnen, gewellten oder gekrümmten Fortsätzen;

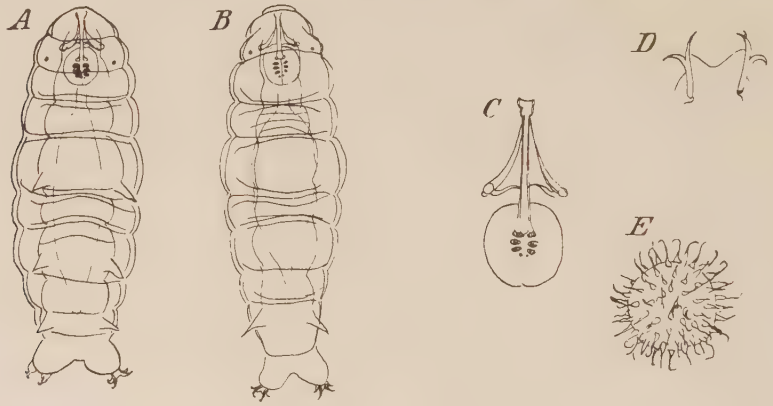


Fig. 242. *Macrobiotus aculeatus*. A mit typischen Dorsalfortsätzen, dorsal; B mit reduzierten Dorsalfortsätzen, dorsal; C Schlundkopf; D Krallen; E Ei. (Nach 96.)

die Zwischenräume zwischen den Ausschüssen größer als der Durchmesser dieser Ausschüsse.

Durchschnittliche Länge 300 μ.

Die der Art nahestehenden Species *Macrobiotus intermedius* (vgl. S. 416) und *M. crassidens* (vgl. S. 422) haben beide keine dorsalen dornenartigen Fortsätze. Von diesen sind übrigens bei Stücken aus den Blauen Bergen, Neusüdwales nur die beiden letzten ausgebildet (Fig. 242 B). *Macrobiotus crassidens* ähnelt dem *M. aculeatus* auch in der Form der Eiausschüsse, nur sind sie bei ihm größer und stehen ganz dicht nebeneinander.

---

empfiehlt es sich auch für die Eutardigrada stets die größten Exemplare einer gesammelten Species der Determination zugrunde zu legen, da ganz allgemein der *hufelandii*- oder *macronyx*- oder *echinogenitus*-Typus der *Macrobiotus*-Krallen in der artcharakteristischen Weise erst bei erwachsenen Tieren zu erkennen ist, und auch die Schlundkopfeinlagerungen der Jungtiere oft kürzer und dicker als die der adulten Stücke sind (vgl. die Diagnose von *Macrobiotus ambiguus*, S. 433). Auch die relative Größe des Buccalapparates und der Krallen im Verhältnis zur Körperlänge nimmt während des Wachstums ab, deshalb sollte man, wo es möglich ist, zur Messung nur erwachsene Exemplare wählen.

Vorkommen: Australien, australische Alpen, 1700—2000 m; Neusüdwales, Blaue Berge (96, p. 140).

Macrobiotus granulatus Richt. (Fig. 243)

1903 *Macrobiotus granulatus* F. Richters 136, p. 171.
1904 *Macrobiotus granulatus* F. Richters 140, p. 505, tab. 15, fig. 10, tab. 16, fig. 20, 27.
1928 *Macrobiotus granulatus* E. Marcus 81, p. 118, fig. 137.

Sehr groß; Augenpigment vorhanden. Cuticula des Körpers fein und sehr zerstreut granuliert; die Granulierung auf den Beinen, namentlich dem vierten Paar, dichter. Mundöffnung mit Mundlamellen, Mundröhre mäßig weit. Stilette säbelförmig. Schlundkopf relativ klein, länglich-oval, mit Apophysen, zwei untereinander gleich langen Stäben, die doppelt so lang wie breit sind, und einem Komma. Krallen 27 μ lang; Haupt- und Nebenast von sehr verschiedener Größe und bis fast zur halben Länge des Hauptastes vereinigt. Lunula mit etwa zehn Dornen. Eier nach Richters (140, tab. 16, fig. 27) kugelig, 160 μ im Durchmesser; die Ausschüsse gewürznelkenähnlich, basal verdickt, distal in drei bis fünf nach oben und außen gerichtete, abgerundete Verzweigungen geteilt (153, p. 6).

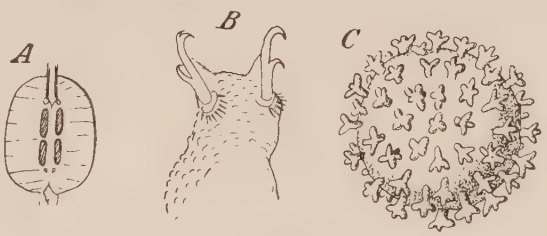


Fig. 243. *Macrobiotus granulatus*. A Schlundkopf; B Bein mit Krallen, ventral; C Ei. (Nach 140.)

Länge bis zu 800 μ.

Das von J. Murray beschriebene, hier unter *Macrobiotus spec. 21* aufgeführte Ei (88, p. 328, tab. 4, fig. 15a, b), ist wohl dem *Macrobiotus granulatus* sehr ähnlich, gehört aber mit seinen zwei symmetrisch angeordneten, blattförmigen Verzweigungen der Ausschüsse vermutlich doch zu einer anderen Art (vgl. S. 459).

Vorkommen: Mittleres Norwegen, Merok (136, p. 169).

Macrobiotus occidentalis J. Murr. (Fig. 244—247)

1910 *Macrobiotus occidentalis* J. Murray 96, p. 139, 155, 169, tab. 19, fig. 39a—39c; tab. 21, fig. 54a—54e.
1911 *Macrobiotus occidentalis* G. Thulin 183, p. 48, fig. 28—28b.
1928 *Macrobiotus occidentalis* E. Marcus 81, p. 119, fig. 138—141.

Wird sehr groß; Haut hyalin, bei schwedischen Stücken (Fig. 244) oft mit kleineren schwarzen Flecken im hinteren Teil des Körpers; das Tier im übrigen durch Färbung der Leibeshöhlenflüssigkeit und der Speicherzellen orangerot; Magen und Eier dunkler rot. Augen-

pigment vorhanden. Skulptur aus einer unregelmäßig verteilten Punktierung bestehend; die einzelnen Punkte haben ungefähr gleichen Abstand voneinander. Diese Punkte sehen im durchfallenden Licht dunkel aus; doch kann die Punktierung überhaupt fehlen. Mundöffnung ohne Mundlamellen. Mundröhre etwa 4 μ, also nur mäßig weit (ihr äußerer Durchmesser beträgt 10—15% der Schlundkopflänge), caudalwärts etwas verengert, dann zum Schlundkopf hin wieder etwas erweitert, gerade verlaufend; Stilette mittelschlank, gekrümmt; Schlundkopf kurz-oval, bei kleinen Stücken 42 μ lang, mit Apophysen und zwei Stäben, deren erster etwa dreimal so lang wie breit und damit länger als der folgende, etwa zweimal so lange wie breite ist. Komma bald

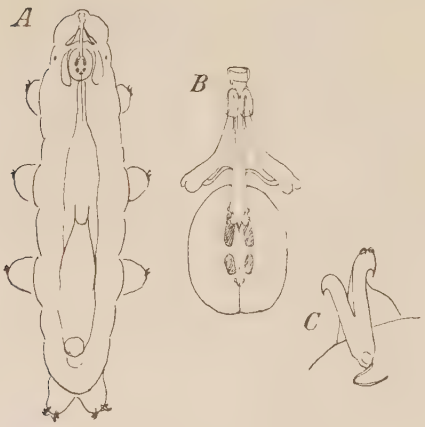


Fig. 244. *Macrobiotus occidentalis*, Schweden. A dorsal; B Schlundkopf; C Kralle des vierten Beines, ventral. (Nach 183.)

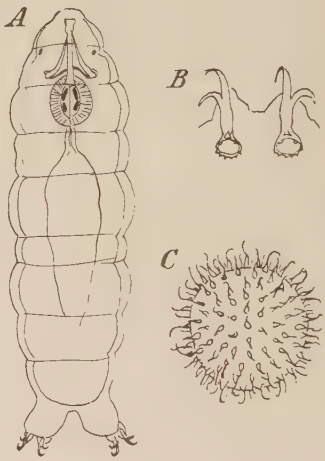


Fig. 245. *Macrobiotus occidentalis*, Kanada. A dorsal; B Krallen; C Ei. (Nach 96.)

vorhanden, bald fehlend. Die Äste der 20 μ langen, ziemlich dünnen Krallen zur Hälfte der Länge des Hauptastes verwachsen; Haupt- und Nebenast untereinander verschieden lang: der Hauptast mit den üblichen zwei Nebenspitzen. Lunula bei großen Stücken regelmäßig bezahnt, bei kleinen glatt und schwach ausgebildet. Eier (Fig. 245C) kugelig, bei den kleineren schwedischen Exemplaren im Durchmesser 58 μ ausschließlich der 9 μ langen Ausschüsse. Diese letzten stehen in weiten Abständen und haben eine schmale, kegelförmige Basis, die distal zu schlanken, umgebogenen Fortsätzen verjüngt ist.

Länge bis zu 800 μ.

In einem großen kanadischen Material (Fig. 245) fand J. Murray (96, p. 170) durchweg die Epidermis („Hypodermis“ der Autoren) weit von der Cuticula abgehoben und in der den Zwischenraum erfüllenden farblosen Flüssigkeit flottierten zahlreiche, hyaline, längliche Platten, der Abbildung nach vielleicht Krystalle. Dieses vielleicht pathologische,

jedenfalls nach dem heutigen Stand der Kenntnisse vom Leben der Tardigraden nicht erklärbare Verhalten zeigten hawaiische, schwedische und irische Exemplare nicht. Die hawaiischen Stücke (Fig. 246) sind klein, durchschnittlich 300 μ lang, also noch kleiner als die schwedischen, bis 502 μ langen, haben ähnlich wie diese letzten caudalwärts hinter der Mitte plötzlich gekrümmte Stilette und wie diese ein Komma. Die Speicherzellen (Blutkörperchen der Autoren) dieser Stücke sind besonders groß; auch sind ihre Krallenäste nicht ganz bis zur Mitte des Hauptastes vereinigt. Die australischen Exemplare gleichen den pazifischen weitgehend. Das von J. Murray erwähnte Ei (86, p. 28, tab. 3, fig. 16, 17; 91, p. 664, tab. 2, fig. 12a, 12b) (Fig. 247) gehört nicht zu *Macrobiotus coronifer* (vgl. S. 449), sondern meines Erachtens, trotz des ovalen Umrisses, zu *M. occidentalis*.

Fig. 246. *Macrobiotus occidentalis*, Sandwichinseln; dorsal. (Nach 96.)

Vorkommen: Südschweden (183, p. 49); Irland (99, p. 7); [? Ei] Schottland, 1200 m (86, p. 28); Frankreich (125, p. 15); Sandwichinseln, Oahu (96, p. 155); Australien, australische Alpen (96, p. 139); Britisch Columbia, Vancouverinsel, Victoria (96, p. 170); Peru (101, p. 28); Brasilien (101, p. 29).

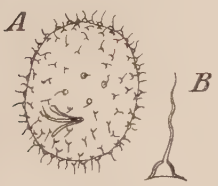


Fig. 247. *Macrobiotus occidentalis* (?), Schottland. A Ei; B einzelner Eiausschuß. (Nach 86.)

Fig. 248. *Macrobiotus rollei*. A lateral; B Schlundkopf. (Nach 62.)

Macrobiotus rollei Heinis [Spec. inquir.] (Fig. 248)

1921 *Macrobiotus rollei* F. Heinis 62, p. 15, fig. 1.
1928 *Macrobiotus rollei* E. Marcus 81, p. 120, fig. 142.

Klein; blaßrosa; Augenpigment vorhanden. Der ganze Körper bedeckt von zahlreichen, unregelmäßigen, also nicht in Reihen stehenden, glatten, längsgestreckten Höckern. Schlundkopf klein, mit drei kleinen, körnchenartigen Stäben. Krallen klein, Haupt- und Nebenast fast gleich lang.

Länge bis 165 μ.

Der Autor grenzt seine Art gegen die beiden heute zu *Hypsibius* gestellten Species *H. tuberculatus* (vgl. S. 476) und *H. nodosus* (vgl.

S. 478) ab, macht also anscheinend keinen Unterschied zwischen den beiden, von G. Thulin unterschiedenen, auch hier getrennt behandelten Gattungen *Macrobiotus* und *Hypsibius*. Seine Art gehört jedoch, soweit die nur wenig ins einzelne gehenden Abbildungen das beurteilen lassen, auf Grund der Krallenstellung am ersten und zweiten Beinpaar und des deutlich erkennbaren Scheidenhalters zu *Macrobiotus*. G. Thulin hält, wie er mir brieflich mitgeteilt hat, die mediane Linie an der Mundröhre (vgl. Fig. 248B) nicht für einen Scheidenhalter, sondern für die innere Kontur der Mundröhrenwand. Wegen der habituellen Ähnlichkeit des *Macrobiotus rollei* mit *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *tuberculatus* und *nodosus* stellt er ihn zur Untergattung *Isohypsibius* in die *tuberculatus*-Gruppe. Um einer Kritik an Thulin's Aufteilung des Genus *Hypsibius* nicht von vornherein unsichere und schwach begründete Species auszusetzen und das Thulin'sche System nach dem heutigen Forschungsstande so scharf wie möglich zu definieren, belasse ich einstweilen den *Macrobiotus rollei* bei *Macrobiotus*, damit nicht Autoren mit geringeren systematischen Kenntnissen als Thulin irgendwelche undeutlich abgebildeten Arten nach dem Habitus bei *Macrobiotus* oder *Hypsibius* einordnen.

Vorkommen: Schweizer Alpen, Wallis, beim Gornergrathotel, 3136 m (62, p. 6).

Macrobiotus intermedius-Gruppe

Cuticula glatt; Schlundkopf, von Komma und Apophysen abgesehen, mit drei Einlagerungen.

Macrobiotus richtersii J. Murr. (Fig. 249)

1911 *Macrobiotus richtersii* J. Murray 99, p. 7, tab. 3, fig. 13.
1911 *Macrobiotus Harmsworthi* G. Thulin 183, p. 49 [fide 184, p. 245].
1928 *Macrobiotus richtersii* E. Marcus 81, p. 122, fig. 143.
1928 *Macrobiotus Richtersi* G. Thulin 184, p. 245.

Sehr groß; dunkel pigmentiert; Augenpigment nicht zu sehen; Stilette sehr dick. Mundöffnung von zwei Lamellenkränzen umgeben, einem inneren Kranz von acht langgestreckten Lamellen und einem äußeren von ebenso vielen kurzen, quadratischen Lamellen, die den inneren gegenübersitzen (183, p. 49). Mundröhre sehr weit, etwa 16 μ (nach 184, p. 243 im äußeren Durchmesser etwa 18% der Schlundkopflänge messend); im rostralen Teil gerade verlaufend, vor dem Eintritt in den Schlundkopf ventralwärts konvex gekrümmt. Schlundkopf kurz-oval, 80 μ lang; bei erwachsenen Stücken mit drei schmalen Stäben und einem vom letzten Stab in einigem Abstand stehenden Komma. Der erste und zweite Schlundkopfstab sind je etwa viermal, der dritte etwa fünfmal so lang wie breit (Fig. 249B), oder der erste und der dritte

sind gleich lang und der mittlere ist etwas kürzer (183, p. 50). Bei jungen Tieren einer von J. Murray (99, p. 8, tab. 3, fig. 13g—h) als Varietät bezeichneten Form (Fig. 249C) sind die Schlundkopfstäbe kurz und dick; bei jungen wie erwachsenen Stücken dieser Form der mittlere Schlundkopfstab oft kürzer als der erste und letzte. Krallenäste schlank, vereinigt bis zur halben Länge des Hauptastes, der zwei

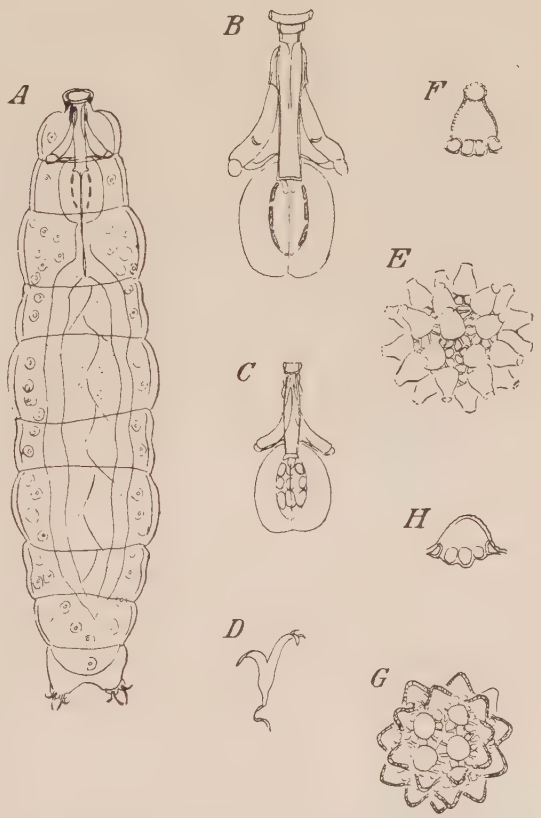


Fig. 249. *Macrobiotus richtersii.* A dorsal; B Schlundkopf eines adulten Tieres der typischen Form; C Schlundkopf des Jungtieres der als „var." bezeichneten Form; D Kralle der typischen Form; E, F Ei und Eiausschuß der typischen Form; G, H Ei und Eiausschuß der als „var." bezeichneten Form. (Nach 99.)

schwache Nebenspitzen trägt. Eier (Fig. 249E, F) mit abgestutzten, kegelstumpfartigen Ausschüssen, die distal etwas verbreitert sind. Eischale zwischen den Ausschüssen gefeldert. Diese symmetrische Areolation (Felderung) besteht aus Polygonen, die offenbar ursprünglich regelmäßige Sechsecke waren, von denen jedes durch eine Unterteilung zwei untereinander gleich große Fünfecke ergeben hat. Die Ausschüsse sind schwach papillös; ihre distale Verbreiterung von variabler Ausbildung und von einem Papillenkranz umgeben. Eidurch-

messer mit Ausschüssen 120 μ, ohne diese 75 μ. Bei der als „Varietät" bezeichneten Form (Fig. 249 G, H) sind die Eiausschüsse mehr kurze, breite Kegel, die an der Spitze flach abgerundet sind; die Areolation gleicht bald der als typisch beschriebenen, bald sind die Polygone weiter aufgeteilt. Übergangsformen zwischen beiden Eitypen sind bisher nicht gefunden worden.

Länge 750—1000 μ.

Die von F. Richters (150, p. 208, tab. 17, fig. 10) erwähnten Eier gehören hierher. Mit J. Murray diese Art von *Hypsibius areolatus* ausdrücklich zu unterscheiden, ist bei dessen Einordnung in der Gattung *Hypsibius* nicht nötig. Da aber Thulin (184, p. 245) beide Arten, den *Macrobiotus richtersii* wie den *M. areolatus*, bei *Macrobiotus* aufführt, seien die von Murray genannten Unterschiede (99, p. 7) hier auch erwähnt. Danach würden die spitzen Eiausschüsse, der Besitz von Augenpigment, das Fehlen eines Kommas (Microplacoid) und die nur an der Basis vereinigten Krallen (*echinogenitus-* oder V-Typus) den *M. areolatus* von *M. richtersii* unterscheiden. Nach Murray's Krallenbild (93, tab. 2, fig. 14d) halte ich freilich den *Macrobiotus areolatus* für einen *Hypsibius*, und zwar vielleicht des Subgenus *Isohypsibius*. Die Unterschiede des *M. richtersii* gegenüber *Macrobiotus virgatus* liegen in den Schlundkopfeinlagerungen und der Dicke der Krallen und der Nebenspitzen der Hauptäste. Von *Macrobiotus hufelandii* und *M. harmsworthi* ist die Art ohne die Eier kaum, mit diesen freilich sofort zu unterscheiden. Die hier als wahrscheinlich zu *Macrobiotus harmsworthi* gehörig aufgeführten *Macrobiotus tetrodon* und *M. astronensis* (26, p. 22, 27) stellt G. Thulin (184, p. 246) in die Nähe von *M. richtersii*, ebenso *Macrobiotus schultzei* (50, p. 117), den ich für ein Synonym des *Macrobiotus hufelandii* halte (vgl. S. 439, 441).

Vorkommen: Südschweden (183, p. 50); Schottland; Irland, Westküste (hier auch die als var. bezeichnete Form) (99, p. 7, 8); Bodenmoos am Wannsee bei Berlin (typ. Ei) (81, p. 123); Mark Brandenburg (Ei, var.) (81, p. 123); Oberbayern, Wendelsteingebirge, 1500 m (typ. Ei) (81, p. 123); Flores, 1500 m (typ. Form) (81, p. 123); Britisch Ost- (Uganda) und Südafrika, Pretoria (99, p. 7; 100, p. 138, 143); Kapland (100, p. 143); Samoa (150, p. 208).

Macrobiotus polaris J. Murr. (Fig. 250)

1910 *Macrobiotus polaris* J. Murray 96, p. 98, tab. 14, fig. 1a—1e.
1928 *Macrobiotus polaris* E. Marcus 81, p. 123, fig. 144.

Sehr groß; etwas schmal und lang; hyalin, mit blaßgelber Leibeshöhlenflüssigkeit und rotbraunem Magen; alte Stücke etwas pigmentiert. Wahrscheinlich vordere Augen (184, p. 242), Augenpigment jedenfalls vorhanden. Mundröhre von kaum mittlerer Breite, etwa 4 μ, mit im optischen Schnitt parallel erscheinenden Grenzen, im Schlundkopf mit

schmalem Rand endigend. Dieser letzte kurz-oval (36 × 30 μ), mit Apophysen, drei kurzen Stäben und einem Komma; die Stäbe untereinander von etwa gleicher Länge, je nach Alter eineinhalb bis zweieinhalb mal so lang wie breit; ihre Enden sind gerundet. Magen rostral wie caudal verjüngt, nach MURRAY aus zahlreichen Zellen bestehend. Freilich sind die Angaben der Autoren über große oder kleine Zellenzahl des Magens wahrscheinlich auf dessen verschiedenen Füllungszustand zurückzuführen, bei dem bald viele, bald wenige Zellen zu erkennen sind. Speicherzellen klein, 5—6 μ im Durchmesser (auch diese Angabe betrifft den physiologischen Zustand der beschriebenen

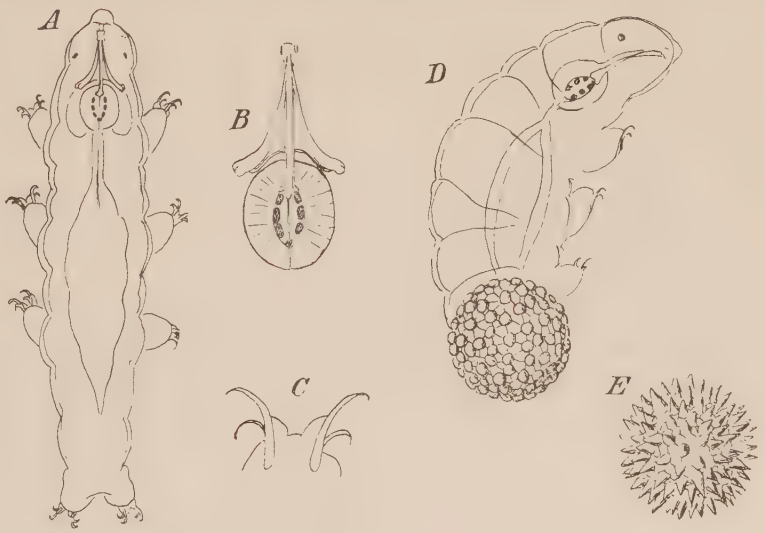


Fig. 250. *Macrobiotus polaris*. A dorsal; B Schlundkopf des adulten Tieres; C Krallen; D Jungtier aus dem Ei kriechend, Ei mit runden Ausschüssen; E Ei mit spitzen Ausschüssen. (Nach 96.)

Tiere und kann nicht als diagnostisches Merkmal gelten). Krallen eines Beines von sehr verschiedener Größe, für einen großen Macrobioten ungewöhnlich dünn; der Nebenast nur etwas mehr als halb so lang wie der Hauptast, beide nicht bis zur halben Länge des Hauptastes vereinigt. An diesem letzten bisher nur eine Nebenspitze festgestellt. Eier kugelig, 75 μ ohne, etwa 85 μ mit den runden, 95 μ mit den spitzen Ausschüssen. Eier sehr variabel, kugelig oder oval, mit Felderung; die Schale erscheint wie doppelt, und der Raum zwischen beiden Hüllen ist in eine Anzahl gleicher Kammern durch Septen geteilt, die an der Eioberfläche als sechseckige Netzmaschen erscheinen. Von diesen Sechsecken entspringen die Ausschüsse, und zwar alternierend, sodaß je ein Sechseck dazwischen frei bleibt. Diese Ausschüsse sind bald an der Spitze gerundet (Fig. 250 D) und erscheinen im optischen Schnitt halbkreisförmig, bald kegelförmig spitz (Fig. 250 E), bald nadelförmig

ausgezogen. Die Dicke der Ausschüsse drückt auf die umgebenden Sechsecke und stört die Regelmäßigkeit des Netzes. Manchmal erscheinen die Fortsätze an ihrer Basis faltig oder geschrumpft, sodaß sie kleiner werden als die dazwischen liegenden Polygone.

Länge bis zu 800 μ; ein aus dem Ei gedrücktes Jungtier von 250 μ dürfte, trotz der Streckung und Quellung auskriechender Tardigraden, im Hinblick auf die Größe des Eies als durch Druck etwas verlängert gelten. Der Gruppe der dem *Macrobiotus hufelandii* zunächst stehenden Arten gehört *Macrobiotus polaris*, auch abgesehen von seinen Eiern und den Schlundkopfeinlagerungen, nicht an, denn alle diese Arten haben eine weitere Mundröhre und stärkere Krallen mit weiter vereinigtem Haupt- und Nebenast.

Vorkommen: Victoria-Land, zwischen Lat. 77° 30′ und 78° S. (96, p. 99).

Macrobiotus furciger J. Murr. (Fig. 130, 251)

1906 *Macrobiotus furcatus* [nec Ehrenbg.] J. Murray 88, p. 327, tab. 2, fig. 6a bis 6d, tab. 4, fig. 13a—13c.
1907 *Macrobiotus furciger* J. Murray 94, p. 852.
1928 *Macrobiotus furciger* E. Marcus 81, p. 125, fig. 145.

Groß; hyalin. In der Körperform an *Macrobiotus hufelandii* (vgl. Fig. 1) erinnernd; Augenpigment vorhanden, vordere Augen. Mundöffnung mit Mundlamellen. Stilette schwach gekrümmt, mit kleiner Furca. Mundröhre ziemlich weit (15% der Schlundkopflänge), S-förmig gebogen. Schlundkopf sehr klein, beim erwachsenen Tier 46 μ lang, vielleicht bei den der Beschreibung zugrunde liegenden Stücken kontrahiert. Form des Schlundkopfes oval oder annähernd rhombisch, an Einlagerungen sind Apophysen, drei untereinander gleich lange Stäbe, die zweimal so lang wie breit sind, und ein Komma vorhanden. Krallenäste zur Hälfte der Länge des Hauptastes vereinigt; der Hauptast mit sehr derben Nebenspitzen, die viel stärker als bei *Macrobiotus hufelandii* sind. Eier kugelig, 83 μ ohne Ausschüsse, 105 μ mit ihnen. Die Ausschüsse konisch, distal dichotomisch verzweigt, die Verzweigungen in mehrere kurze Zacken aufgelöst; oft ist unterhalb der Verzweigung der Ausschuß durchbohrt; die Basis eines jeden Ausschusses wie beim typischen *Macrobiotus hufelandii* von einem Perlkranz umgeben.

Länge etwa 600 μ.

Nach F. Richters (150, p. 208) kommen auch bei *Macrobiotus hufelandii*-Stücken von Vancouver und Neuseeland am Rande der distalen Scheibe der Eiausschüsse kleine Knötchen und stärker hervortretende Zacken vor, durch welche die glattrandige Scheibe zu einer kleinen Krone wird. Derartige Eier leiten tatsächlich zu solchen von *Macrobiotus furciger* über, deren Eiausschüsse etwas kürzer und etwas schwächer verzweigt sind (153, tab. 1, fig. 4), sodaß dessen Abgrenzung

gegenüber *Macrobiotus hufelandii* eigentlich auf die stärkeren Nebenspitzen des Krallenhauptastes beschränkt bleibt. Die Fortsätze der Eiausschüsse des im übrigen gut unterschiedenen *Macrobiotus granulatus* (vgl. S. 405) sind gleichfalls als dichotomische Verzweigungen zu bezeichnen. J. Murray (88, p. 327; 96, p. 115) bezeichnet *Macrobiotus furciger* als eine südliche Form mit dem nördlichsten Fundort Auckland (Nordinsel von Neuseeland) unter Lat. 36° 30′ S. Abgesehen von Neuseeland und Feuerland, wo *Macrobiotus hufelandii* auch vorkommt, erschien *Macrobiotus furciger* den älteren Untersuchern als vikariierende

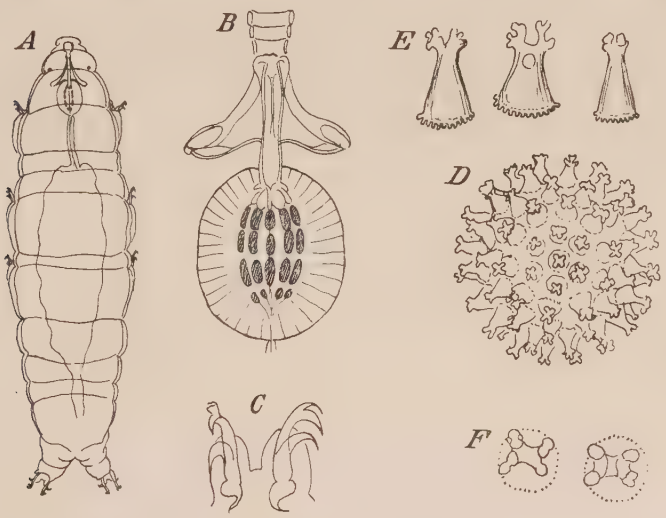


Fig. 251. *Macrobiotus furciger*. A dorsal; B Schlundkopf, gequetscht; C Krallen; D Ei; E Eiausschüsse von der Seite; F Eiausschüsse in der Aufsicht. (Nach 88.)

Art zu *M. hufelandii*; doch wurde *M. furciger* seitdem auch bei Berlin gefunden. Auffallend ist, daß *Macrobiotus furciger* zwar in Grahamsland allgemein verbreitet ist, im Viktorialand dagegen anscheinend fehlt.

Sollten Verwachsungen der beiden ersten Schlundkopfstäbe des *Macrobiotus furciger*, die bisher erst als ganz vereinzelte Vorkommnisse gemeldet worden sind (153, p. 7), häufiger sein, so blieben zur Trennung der Art von *Macrobiotus hufelandii* und namentlich *Macrobiotus anderssoni* (vgl. S. 453) allein die überdies nur graduellen, nicht prinzipiellen Unterschiede in der Verzweigung der Eiausschüsse übrig. Nachdem J. Murray selbst den durch C. G. Ehrenberg's *Macrobiotus furcatus* (vgl. S. 426) präokkupierten Namen seiner Art geändert hat (94, p. 852), erübrigt sich die Einführung des Namens *ehrenbergi* (62, p. 14) für die Murray'sche Species.

Wie bei anderen Arten eine stärkere Pigmentierung wahrscheinlich durch intensive Belichtung zustande kommt, tritt auch bei *Macrobiotus furciger* aus der Westantarktis eine forma *vittatus* Richt. (153, p. 6) auf,

die dorsal braune Querbinden besitzt, und zwar zwei über dem Kopf, eine über jedem Beinpaar und in den drei Zwischenräumen zwischen den Beinpaaren gleichfalls je eine, im ganzen also neun, wie sie von *Hypsibius oberhaeuseri* (vgl. S. 511) bekannt sind.

Vorkommen: Wannsee bei Berlin (81, p. 126); Neuseeland, Nord- und Südinsel (96, p. 114); Feuerland; Navarininsel; Staateninsel; Südgeorgien (153, p. 5); Südorkneyinseln (88, p. 327); Südshetlandinseln (153, p. 5); Ludwig-Philippsland (153, p. 5).

Macrobiotus orcadensis J. Murr. (Fig. 252)

1907 *Macrobiotus orcadensis* J. Murray 91, p. 661, tab. 2, fig. 10a—10e.
1928 *Macrobiotus orcadensis* E. Marcus 81, p. 126, fig. 146.

Nur Eier und frischgeschlüpfte Tiere bekannt. Augenpigment vorhanden; Mundröhre mäßig weit; Stilette gekrümmt, mit einer Furca von normaler Größe. Schlundkopf oval, 26 μ lang, mit Apophysen,

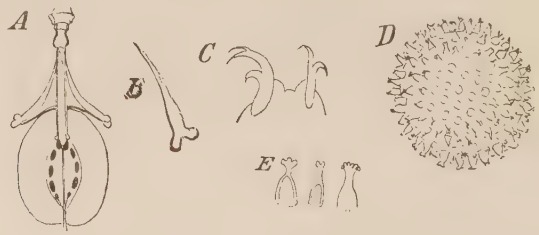


Fig. 252. *Macrobiotus orcadensis*. A Schlundkopf; B Stilett, lateral; C Krallen; D Ei; E Eiausschüsse von der Seite. (Nach 91.)

drei kurzen, körnerartigen Stäben und einem Komma. Krallen 9 μ lang; an einem Bein, nach der Abbildung zu urteilen, an Stärke untereinander ziemlich verschieden; die beiden Äste bis zur halben Länge des Hauptastes oder noch weiter vereinigt; Nebenspitzen (nur eine ist abgebildet) des Hauptastes der äußeren Kralle lang. Eier klein, einschließlich der Ausschüsse 72 μ im Durchmesser; die Form der Ausschüsse ähnlich wie bei *Macrobiotus furciger* (vgl. S. 412); aber distal nicht so regelmäßig dichotomisch verzweigt, sondern mit drei oder mit zahlreichen, dünnen Verzweigungen. Eischale zwischen den Ausschüssen punktiert.

Länge der Jungtiere 230 μ.

Die Art wird im Hinblick darauf, daß J. Murray (91, p. 661) die Krallen als zum *hufelandii*-Typus gehörig bezeichnet, und sie später dementsprechend einordnet (97, p. 193), hier bei *Macrobiotus* aufgeführt, obwohl die in Fig. 252 reproduzierte Originalabbildung der Krallen auf *Hypsibius* hinweist und ein Scheidenhalter nicht sicher zu erkennen ist. Erst erwachsene Stücke der Art werden die Genuszugehörigkeit sicher erkennen lassen.

Vorkommen: Orkneyinseln (91, p. 644, 662); Schottland (98, p. 93); Finnland (102, p. 13).

Macrobiotus allani J. Murr. (Fig. 253)

1913 *Macrobiotus allani* J. Murray 100, p. 139, tab. 7, fig. 7a—7d.
1928 *Macrobiotus allani* E. Marcus 81, p. 127, fig. 147.

Klein; ohne Augenpigment; Stilette und Mundröhre sehr schlank; Schlundkopf fast kugelig, mit drei breiten Körnern und einem Komma. Krallenäste auf halber Länge des Hauptastes verwachsen. Eier klein, kurzoval oder kugelig, einschließlich der Ausschüsse 80 μ im Durchmesser; jeder der konischen, dicht beieinander stehenden Ausschüsse trägt distal eine größere Zahl von dünnen, etwas gekrümmten Stacheln.

Länge etwa 250 μ.

Der Art nahe verwandt ist *Macrobiotus crassidens* (vgl. S. 422), der auf Grund seiner andersartig gestalteten Eiausschüsse hier weiter von ihr entfernt aufgeführt ist, als es dem natürlichen System entspricht.

Vorkommen: Britisch Ostafrika (100, p. 139).

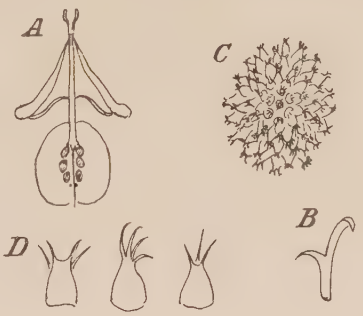


Fig. 253. *Macrobiotus allani*. A Schlundkopf; B Kralle; C Ei; D Eiausschüsse von der Seite. (Nach 100.)

Macrobiotus vanhoeffeni Richt. [Spec. dub.]

1904 *Macrobiotus Vanhoeffeni* F. Richters 137, p. 238, 239.
1928 *Macrobiotus vanhoeffeni* E. Marcus 81, p. 127.

Mittelgroß; meist grau; Augenpigment vorhanden. Schlundkopf länglich, mit Apophysen und drei Körnern, von denen das erste rundlich, die beiden folgenden länglich sind. Krallen wie bei *Macrobiotus hufelandii* (vgl. S. 403, 439). Eier mit trichterförmigen Ausschüssen, die an der Spitze basalwärts gerichtete Dornen tragen.

Länge bis 448 μ.

Die Art ist nie abgebildet worden und muß trotz der höchst auffälligen, ankerartigen Eiausschüsse (138, p. 67) als Species dubia gelten, da sie von dem Autor selber in seiner ausführlichen Bearbeitung des „Gauss"-Materials überhaupt nicht mehr erwähnt wird. Wahrscheinlich ist in dem *Macrobiotus hufelandii* (149, p. 296, tab. 20, fig. 5), dessen Eiausschüsse so aussehen, „als wenn die konvexe Endplatte sich am Rande in rückwärts gerichtete Stacheln teile", der *Macrobiotus vanhoeffeni* enthalten. Weshalb Rahm (125, p. 8) den *Macrobiotus „vanhoeffi"* dem *Hypsibius dujardini*, also einer Art mit glatten, in die Cuticula abgelegten Eiern, synonym setzt, ist nicht einzusehen.

Vorkommen: Crozetgruppe, Possessioninsel (137, p. 238).

Macrobiotus intermedius Plate (Fig. 254)

1889 *Macrobiotus intermedius* L. Plate 109, p. 535.
1911 *Macrobiotus intermedius* G. Thulin 183, p. 47, fig. 27—27b.
1928 *Macrobiotus intermedius* E. Marcus 81, p. 127, fig. 148.

Mittelgroß; hyalin oder mit graubraunen Querbändern; Augenpigment meist vorhanden. Körperform ähnlich wie bei *Hypsibius*, da die Vorderfläche des Kopfes von der Mundöffnung gerade nach oben, nicht wie bei den meisten Macrobioten, schräg nach hinten und oben ansteigt. Mundöffnung nicht von cuticularen Lamellen umgeben. Mundröhre eng, ihre Breite beträgt 8% der Schlundkopflänge; ventral finden sich die von einem Scheidenhalter gestützten Stilettscheiden.

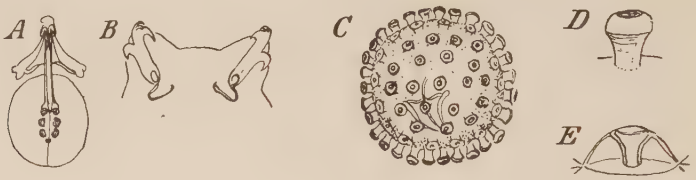


Fig. 254. *Macrobiotus intermedius*. A Schlundkopf, ventral; B Krallen des dritten Beines; C Ei; D freier Eiausschuß; E Eiausschuß in Kapsel. (A, B, E nach 183; C und D nach 91.)

Beim Eintritt in den Schlundkopf ist die Mundröhre wie bei vielen Hypsibien dorsalwärts konvex gebogen. Schlundkopf fast kugelig, mit kräftigen Apophysen, die in der Ventralaufsicht die erste Schlundkopfeinlagerung fast verdecken, und drei runden Körnern nebst einem winzigen Komma. Krallen mit glatten Lunulae; die beiden Krallen an einem Bein von gleicher Größe; Haupt- und Nebenast zu dreiviertel der Länge des Hauptastes verwachsen, diese lange, gemeinsame Basalpartie ist dünn, der Hauptast kurz, mit zwei kräftigen Nebenspitzen, der Nebenast noch kürzer. Eier klein, kugelig, 50 μ im Durchmesser, einschließlich der Ausschüsse, diese in der Form ähnlich wie bei *Macrobiotus hufelandii* (vgl. S. 439), aber ohne die dort vorhandene basale Erweiterung (Fig. 254D). Manchmal sind diese großköpfigen Schrauben vergleichbaren Ausschüsse von kegelstumpfartigen, an der Basis einander berührenden Kapseln eingeschlossen (Fig. 254E).

Länge bis 339 μ.

Es kommen auch kreiselförmige Ausschüsse vor, die von einer schmalen Basis aus distal verbreitert sind, sowie solche, bei denen die distale Verbreiterung verzweigt ist, wie bei *Macrobiotus furciger* (vgl. S. 412), oder *Macrobiotus orcadensis* (vgl. S. 414) (96, p. 139). Bei *Macrobiotus intermedius* sind außerdem zwei in die alte Cuticula abgelegte Eier beobachtet worden (138, p. 67).

Vorkommen: Franz-Josephsland (93, p. 672); Spitzbergen (136, p. 169); Island (142, p. 375); Mittleres Norwegen, Merok (136, p. 169); Bergen (141, p. 351); Nord-, Mittel- und Südschweden (183, p. 47); Südwestschweden (17, p. 139; 142, p. 351); Lappland (183, p. 47); Finnland (102, p. 11); Bornholm (141, p. 351); Irland (99, p. 3); Schottland (85, p. 693); Niederlande (72, p. XLV); Mecklenburgische Küste; Rügen (141, p. 351); Rheinprovinz, Eifel (116, p. 189); Marburg (109, p. 535); Taunus, bei Frankfurt a. M. (140, p. 501); Schwarzwald (56, p. 33); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (120, p. 9); Schweizer Jura; Alpen, 3540 m (56, p. 33) und 3800 m (82, p. 16); Rhätikon (58, p. 778); Frankreich (125, p. 5); Himalaja, bis 2000 m (92, p. 271); Tenerifa (55, p. 716); Britisch Ostafrika (96, p. 120; 100, p. 138); Südwestafrika, Otjiwarongo, zwischen Windhoek und Waterberg (Marcus det.); Sandwichinseln, Oahu (96, p. 155); Australien, Queensland (96, p. 139); Neuseeland, Nord- und Südinsel, bis 1700 m (96, p. 117); Kanada, Ontario (96, p. 171); Südamerika, Colombia (59, p. 716); Bolivia, 4000 m (101, p. 28); Paraguay (158, p. 275); Chile (109, p. 535); Crozetgruppe, Possessioninsel (137, p. 238); Neu-Amsterdam (149, p. 297).

Macrobiotus spec. 1 [Spec. inquir.] (Fig. 255)

1908 *Macrobiotus spec.* F. Richters 152, p. 25, tab. 2, fig. 12, 13.
1928 *Macrobiotus spec. 1* E. Marcus 81, p. 128, fig. 149.

Klein; hyalin; glatt. Augenpigment vorhanden. Stilette nur leicht gekrümmt; Mundröhre ziemlich eng; bis 3 μ weit. Schlundkopf kugelig, mit drei Körnern, jedes etwa 1 μ lang. Krallen vom Typus des *Macrobiotus hufelandii* (vgl. S. 403). Eier kugelig, klein, im Durchmesser 45 μ einschließlich der Ausschüsse, die denen des *M. hufelandii* gleichen.

Fig. 255. *Macrobiotus spec. 1.* A lateral, nach unvollkommener Mikrophotographie; B Ei. (Nach 152.)

Länge 224 μ.

Obwohl Diagnose wie Abbildung keineswegs zur vollständigen Kennzeichnung der Art ausreichen, ergeben sie doch jedenfalls eine Kombination von Merkmalen, wie sie in gleicher Weise für keine andere Species beschrieben worden ist.

Vorkommen: Sumatra (152, p. 25).

Macrobiotus hufelandioides J. Murr. (Fig. 256, 257)

1910 *Macrobiotus hufelandioides* J. Murray 96, p. 138, tab. 18, fig. 29a—29c.
1928 *Macrobiotus hufelandioides* E. Marcus 81, p. 129, fig. 150, 151.

Mittelgroß; hyalin, mit Ausnahme des braunen, mit dunkler braunen Flecken versehenen Magens. Augenpigment vorhanden. Stilette

schlank, sehr allmählich verjüngt, in sehr stumpfem Winkel unmittelbar hinter den Stilettscheiden gekrümmt und mit einer zweiten Biegung nahe der Furca. Mundröhre eng, kaum mehr als ein Drittel so weit wie bei *Macrobiotus hufelandii* (vgl. S. 439). Schlundkopf kurz-oval, mit Apophysen und drei kurzen, untereinander nahezu gleich langen Stäben, die etwa zweimal so lang wie breit und an ihren Enden gerundet sind. Der erste Stab schließt augenscheinlich unmittelbar an den Rand der Mundröhre an, ist aber von der zunächst liegenden Apophyse deutlich zu unterscheiden. Komma fehlt oder ist sehr klein und undeutlich. Die Speicherzellen („Blutkörperchen" der Autoren) bei den der Originaldiagnose zugrunde liegenden Stücken groß, 8—10 μ im Durchmesser. Krallen vom Typus des *M. hufelandii*, sehr kurz und

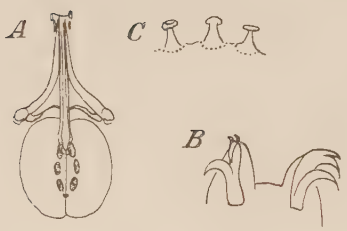


Fig. 256. *Macrobiotus hufelandioides*, typische Form. A Schlundkopf; B Krallen, ventral; C Eiausschüsse, lateral. (Nach 96.)

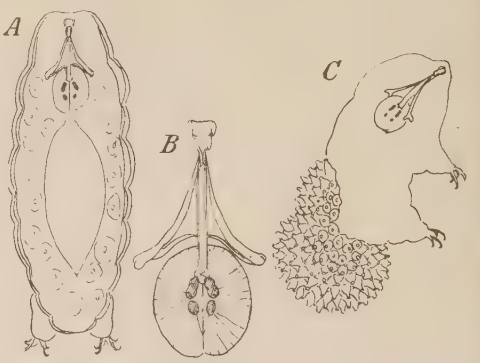


Fig. 257. *Macrobiotus hufelandioides*, aberrante Form. A adultes Tier, dorsal; B Schlundkopf des adulten Tieres; C Jungtier, aus dem Ei kriechend. (Nach 100.)

kräftig; die beiden an einem Bein befindlichen von recht verschiedener Länge, aber bei beiden Haupt- und Nebenast zur Hälfte der Länge des Hauptastes verwachsen; dieser mit zwei derben Nebenspitzen. Eier mit Ausschüssen wie bei *M. hufelandii*: die breite, von einem Perlenkranz umgebene Basis verjüngt sich distalwärts, wo sie plötzlich in eine flache Scheibe verbreitert ist.

Länge 350 μ und mehr.

Die Eier der Art stimmen vollständig, die Krallen weitgehend mit denen von *M. hufelandii* überein. Diese letzte Species kommt außerdem gleichfalls mit drei getrennten Schlundkopfeinlagerungen vor. Die enge Mundröhre und die schwachen, schlanken Stilette entfernen jedoch den *Macrobiotus hufelandioides* aus dem engen Verwandtschaftskreis des *M. hufelandii*, zu dessen Determination demnach die Eier allein nicht ausreichen. Eine von J. Murray beschriebene Form des *M. hufelandioides* (100, p. 139, tab. 7, fig. 5a—f) (Fig. 257) unterscheidet sich in mehreren Punkten so weitgehend vom Typus, daß ihre artliche

Trennung zu erörtern sein würde, wenn beide Formen von mehr Fundorten als bisher bekannt und dadurch das Fehlen oder Vorkommen von Übergängen zu ersehen wäre. Der aberranten Form fehlt das Augenpigment; die als besonders auffällig angegebene Größe der Speicherzellen mag im physiologischen Zustand der betreffenden Stücke begründet sein; der Schlundkopf ist kugelig; von den zwei kurzen Stäben ist der erste zweimal so lang wie der zweite und in der Mitte eingeschnürt, so daß er wie aus zwei Stäben bestehend aussieht; ein Komma fehlt; die Krallen sind nicht so dick wie bei der typischen Form, und ihre Hauptäste haben keine Nebenspitzen. An der Basis der Eiausschüsse fehlt der Perlenkranz.

Vorkommen: Australien, australische Alpen, bis zu etwa 2000 m [Typus] (96. p. 138); Britisch Ostafrika, Uganda; Nordtransvaal [form. aberrat.] (100, p. 139).

Macrobiotus harmsworthi J. Murr. (Fig. 258, 259, 260)

1904 *Macrobiotus echinogenitus Form a* [part.] F. Richters 140, p. 503, tab. 16, fig. 15, 17, 25.
1907 *Macrobiotus harmsworthi* J. Murray 93, p. 677, tab. 1, fig. 7a—7d.
non 1911 *Macrobiotus Harmsworthi* G. Thulin 183, p. 49 [fide 184, p. 245].
1928 *Macrobiotus harmsworthi* E. Marcus 81, p. 130—132, fig. 152—154.

Wird sehr groß; Leibeshöhlenflüssigkeit blaßgelb; Augenpigment in sehr kleiner Ausdehnung vorhanden. Mundöffnung von einem

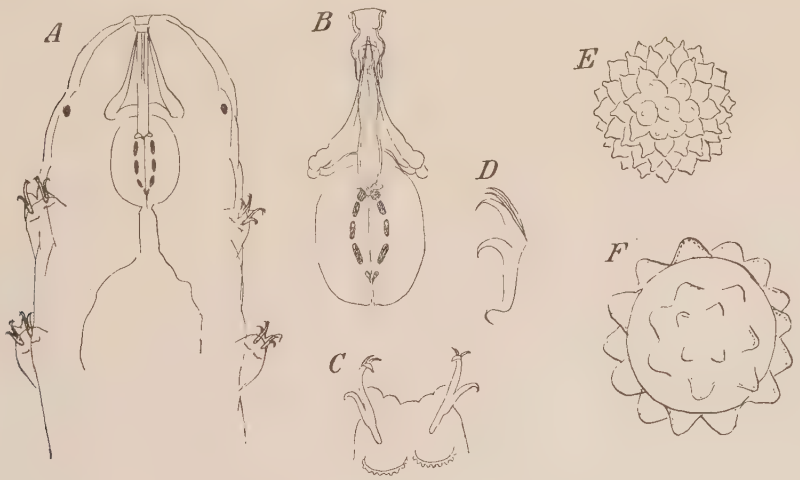


Fig. 258. *Macrobiotus harmsworthi*. A Habitus des Vorderkörpers, ventral; B Schlundkopf; C Krallen des vierten Beines, ventral, mit gekerbter Lunula; D ein Krallenpaar von der Seite, der Hauptast mit zwei Nebenspitzen; E Ei mit zwiebelförmigen Ausschüssen; F Ei mit stumpf-konischen Eiausschüssen. (A nach 161; B, C, D, E nach 93; F nach 109.)

Lamellenkranz umgeben (157, fig. 1). Stilette fast gerade; Mundröhre sehr weit. Schlundkopf längs-oval mit großen Apophysen, drei

Stäben und einem Komma, der letzte Stab etwas länger als die beiden vorderen. Beide Krallen eines Beines gleich groß; jede mit zur Hälfte der Länge des Hauptastes verwachsenem Haupt- und Nebenast. Die beiden Nebenspitzen des Hauptastes werden als groß bezeichnet (93, p. 677). Die Lunulae der Krallenpaare an den drei ersten Beinpaaren sind glatt, die am vierten gekerbt (J. Murray) (Fig. 258C). Eier kugelig, mit Ausschüssen bis zu 130 μ Durchmesser; diese Ausschüsse stehen dicht nebeneinander und berühren einander basal; sie sind zwiebelförmig (Fig. 258E) oder auch stumpf-konisch (Fig. 258F).

Länge bis zu 651 μ.

Meine früher für diese Art gegebene Diagnose (81, p. 130) ist dadurch teilweise unrichtig geworden, daß ich die Beschreibung des *M. harmsworthi* Thulin's (183, p. 49) zur Erweiterung der älteren

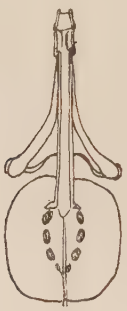


Fig. 259. *Macrobiotus harmsworthi* (?), Schlundkopf (Himalajastück, vgl. Text). (Nach 92.)

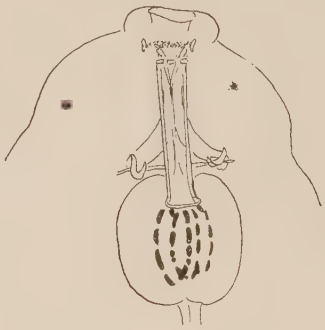


Fig. 260. *Macrobiotus harmsworthi* (?), Schlundkopf gequetscht (*tetrodon* della Valle, vgl. Text). (Nach 26.)

Kennzeichnung verwertet hatte. Nach Thulin (184, p. 245) gehört aber sein *M. harmsworthi* (183) zu *M. richtersii*.

Die ältere, sehr komplizierte Synonymie der Art hat Richters (157, p. 7) teilweise geklärt; die Gesamtheit der auf *M. harmsworthi* bezüglichen Literaturstellen ist in der nachfolgenden Verbreitungsübersicht enthalten. Im Hinblick darauf, daß eine so ausführlich beschriebene und von den späteren Autoren der anatomischen Arbeitsrichtung als Basis der eigenen Determination verwendete Form, wie Plate's *Macrobiotus hufelandii* (109, tab. 20, fig. 2, tab. 22, fig. 28) (Fig. 258F) zu *Macrobiotus harmsworthi* gehört, bleiben manche der älteren Fundnotizen, sowohl von *Macrobiotus hufelandii*, als auch von *M. echinogenitus* (vgl. S. 448) zweifelhaft. Den ausdrücklich auf Plate's Species bezogenen *Macrobiotus astronensis* della Valle (26, p. 27, tab. 10, fig. 19—25) halte ich für identisch mit *M. harmsworthi*. Zu erörtern sind außerdem noch die *Macrobiotus-spec.* J. Murray's (92, p. 271, tab. 14, fig. 7) und F. Richters' (152, p. 18), sowie *Macro-*

biotus tetrodon DELLA VALLE (26, p. 22, tab. 9, fig. 16—18). Die erste Art (Fig. 259) stelle ich als fraglich zu *M. harmsworthi*, obwohl die Schlundkopfeinlagerungen körnerartig sind. Es kommt indessen bei einem Schlundkopf mit drei Einlagerungen und einem Komma keine andere Species aus dem Verwandtschaftskreis des *Macrobiotus echinogenitus* der älteren Auffassung in Frage, und diesem zählt der Autor seine Art zu. Als fraglich zu *M. harmsworthi* stellen möchte ich auch die mit der eben erwähnten Art aus dem Himalaja verglichene Species von Ascension, die RICHTERS (l. c.) wie folgt beschreibt: „Augenpigment vorhanden, Mundrohr 3,5 μ weit, also ziemlich eng; im Schlundkopf drei je 3 μ lange Körner; Krallen vom *M. hufelandii*-Typus; 464 μ lang." Anders als die zum Vergleich herangezogene Art aus dem Himalaja hat die von Ascension keine flanschenförmige Erweiterung der Mundröhre im Schlundkopf und einfache, sichelförmige, nicht plötzlich in der Mitte gewinkelte Stilette. Auch DELLA VALLE's *M. tetrodon* (Fig. 260) halte ich für identisch mit *M. harmsworthi*. Die gekerbte Lunula ist, wie bereits G. THULIN (l. c.) angibt, kein konstanter Charakter des *M. harmsworthi*; ebenso ist das Vorhandensein von Augenpigment variabel. Die vordere Lage der Augen, in denen G. THULIN einen besonderen Speciescharakter des *M. tetrodon* zu sehen scheint (184, p. 242), kann nach DELLA VALLE's hier reproduzierter Figur (Fig. 260) zu urteilen, durch eine Stauchung der Mundröhre in caudaler Richtung, verbunden mit lateraler Auseinanderpressung des Kopfes, zustande gekommen sein. Die Farbe der Leibeshöhlenflüssigkeit ist zwar in die vorstehende Diagnose aus der Originalbeschreibung übernommen worden, bildet aber gar kein Speciesmerkmal. Den Lamellenkranz, den RICHTERS' Mikrophotographie (157, fig. 1) gepreßt zeigt, konnte DELLA VALLE an den eingezogenen Mundöffnungen seiner Stücke nicht sehen, auch MURRAY hatte ihn nicht gefunden. Da schließlich das Komma und die Apophysen bei *M. harmsworthi* recht groß sein können, und der Schlundkopf des *Macrobiotus tetrodon* so stark gepreßt ist, daß die drei Reihen von Einlagerungen durch Längsspaltung zu sechsen geworden sind, kann nur vermutet werden, daß sein vierter Stab durch Abdrücken der Apophysen von der Mundröhre oder durch ein Auswalzen des Kommas zustande gekommen ist. Bei aller Anerkennung der ausführlichen Diagnosen DELLA VALLE's, der versucht hat, seine Species novae allseitig gegen die übrigen Arten abzugrenzen, kann vorläufig doch keine einzige seiner Beschreibungen als zur Charakteristik einer neuen Species ausreichend angesehen werden, schon deshalb nicht, weil in das Genus *Macrobiotus* niemals eine Species nova aufgenommen werden dürfte, deren zugehörige Eier nicht beschrieben und abgebildet sind. Schließlich wäre auch der 91, tab. 3, fig. 14a, 14b abgebildete *Macrobiotus echinogenitus* als *M. harmsworthi* zu bezeichnen; auch bei diesem scheint, wie bei *M. echinogenitus* (vgl.

S. 446—447) die Vereinigung der beiden Krallenäste erst beim erwachsenen Tier vollständig ausgebildet zu sein.

Vorkommen: Franz-Josephsland; Spitzbergen (93, p. 677); Novaja Semlja (161, p. 12); Shetlandinseln (91, p. 644, 661); Schottland (98, p. 89); Irland (99, p. 3); Göttingen (81, p. 132); Rheinprovinz (116, p. 190); Marburg (157, p. 7); Alpen, bis 2450 m (82, p. 16); Kanton Aargau (Schweiz), Hallwiler See; Rhätikon, auch im Lüner See, 1950 m (58, p. 776—778); Karpathen, 2300 m (157, p. 8); Süditalien, Astroni bei Neapel (26, p. 22); Himalaja (92, p. 271); Sumatra; Bangka (152, p. 24; 157, p. 8); Sumatra, Ostküste, bei Medan (81, p. 132); Britisch Ostafrika, Uganda (96, p. 120); Kapland (95, p. 523); Ascension (152, p. 18); Aruinseln (159, p. 379); Australien, australische Alpen, 1700—2000 m (96, p. 137); Neuseeland, Südinsel und Stewartinsel (Rakiura) (96, p. 115); Kanada, Ottawa (96, p. 169); Südmexiko (57, p. 263); Südamerika, Colombia (158, p. 276 — Det. dub.); ibid. (59, p. 716); Bolivia, 4300 m (101, p. 28); Kerguelen (157, p. 8); Falkland- und Staateninseln (153, p. 10).

Macrobiotus meridionalis Richt. (Fig. 261)

1909 *Macrobiotus meridionalis* F. Richters 154, p. 605, fig. 1.
1928 *Macrobiotus meridionalis* E. Marcus 81, p. 132, fig. 155.

Wird sehr groß, sehr schlank; Augenpigmentflecken groß, wahrscheinlich vordere Augen (184, p. 242); Stilette kräftig. Mundröhre weit, 5—6 μ im Durchmesser, 42 μ lang. Schlundkopf oval (33 × 40 μ), mit Apophysen, drei etwas gekrümmten Stäben von je etwa 5 μ Länge und einem Komma. Krallen von mittlerer Größe, vom Typus des *Macrobiotus hufelandii* (vgl. S. 403). Eier kugelig, von 96 μ Durchmesser; die Ausschüsse mammillär, d. h. halbkugelförmig mit aufsitzender, kleiner, scheibenförmiger Erhebung.

Fig. 261. *Macrobiotus meridionalis*, nach unvollkommener Mikrophotographie. (Nach 154.)

Länge bis 806 μ.

Die Art ist keineswegs ausreichend charakterisiert, läßt sich aber trotzdem durch die Eiausschüsse von den benachbarten Species unterscheiden.

Vorkommen: Victorialand, Lat. 77° S. (154, p. 605).

Macrobiotus crassidens J. Murr. (Fig. 262)

1907 *Macrobiotus crassidens* J. Murray 95, p. 524, tab. 18, fig. 9—9b (Bezeichnung der Tafel).
1928 *Macrobiotus crassidens* E. Marcus 81, p. 133, fig. 156.

Klein; hyalin; Augenpigment fehlt. Stilette in der Mitte kräftig gebogen. Schlundkopf mit Apophysen, einem breiten Korn am Ende der

Mundröhre, wie bei *Macrobiotus intermedius* (vgl. S. 416), und zwei weiteren, gleichfalls sehr breiten Placoiden, sowie einem Komma. Die eingelagerten Körner sind oft ebenso breit oder breiter als lang. Magenwand aus wenigen großen Zellen bestehend, nur etwa sechs in einer Ebene gleichzeitig zu sehen.[1]) Krallen sehr dünn, Haupt- und Nebenast auf mehr als halber Länge des Hauptastes vereinigt; Nebenspitzen am Hauptast sind nicht beobachtet worden. Eier kugelig, 50 μ im Durchmesser ohne Ausschüsse, mit diesen 70 μ; die Ausschüsse dicht bei einander stehend und basal sich fast berührend. Die Basis bauchig erweitert, distal eine dünne, wellenförmig verlaufende, borstenartige Fortsetzung.

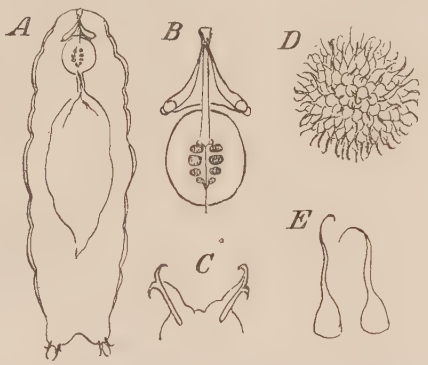


Fig. 262. *Macrobiotus crassidens.* A Habitus; B Schlundkopf; C Krallen; D Ei; E Eiausschüsse von der Seite. (Nach 95.)

Länge 250 μ.

Die Art ähnelt im Bau des Schlundkopfes sehr dem *Macrobiotus intermedius* (vgl. S. 416), hat aber breitere Stilette, dünnere Krallen, deren Äste auf noch längerer Strecke vereinigt sind und ganz andere Eiausschüsse. Bei *Macrobiotus aculeatus* (vgl. S. 404) sind die einzelnen Ausschüsse des Eies schmaler und stehen in weiterem Abstand, sodaß die Eischale dazwischen zu sehen ist.

Vorkommen: Britisch Ostafrika (100, p. 139); Kapland (95, p. 524); Sandwichinseln, Oahu (96, p. 155); Australien, Blaue Berge, 1700 bis 2000 m (96, p. 139).

Macrobiotus montanus J. Murr. (Fig. 263)

1910 *Macrobiotus montanus* J. Murray 96, p. 116, tab. 15, fig. 10a—10d.
1928 *Macrobiotus montanus* E. Marcus 81, p. 133, fig. 157.

Groß; alte Stücke intensiv stumpfbraun gefärbt, ähnlich wie *Macrobiotus hufelandii*. Augenpigment vorhanden, nach Thulin's wahrscheinlich zu dieser Art gehörigen Stücken vordere Augen (184, p. 242). In dem gleichen Material Mundöffnung mit Mundlamellen, die Mundröhre sehr weit (ihr äußerer Durchmesser beträgt 16—17% der Schlundkopflänge), und mit ventral gerichteter Konvexität vor dem Eintritt in den Schlundkopf (184, p. 243). Wenn das zuletzt genannte Merkmal sich als Speciescharakter des *M. montanus* erweist, würde bei dieser Art die Mundröhre S-förmig gebogen sein. Sicher

[1]) Bezüglich der geringen Bedeutung derartiger Angaben zur Charakterisierung der Species vgl. auf S. 411 die Beschreibung von *Macrobiotus polaris* J. Murr.

bekannt ist eine flanschenartige Verbreiterung der Mundröhre im Schlundkopf; dieser weist Apophysen und drei kurze, an den Enden gerundete Stäbe von untereinander etwa gleicher Länge auf. Komma ziemlich undeutlich; Stilette kräftig und gebogen. Krallen dick und kräftig, die eines Beines nahezu gleich groß, die Äste auf der halben Länge des Hauptastes vereinigt, Nebenspitzen kräftig. Eier kugelig, mit den Ausschüssen 75—80 μ im Durchmesser, die Ausschüsse halbkugelig, basal einander fast berührend.

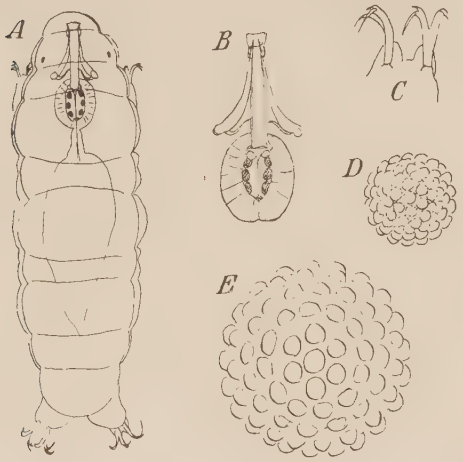


Fig. 263. *Macrobiotus montanus*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen, ventral; D typisches Ei; E aberrant großes Ei (vgl. Text). (Nach 96.)

Länge etwa 500 μ und mehr.

Nach J. Murray (l. c.) stehen *Macrobiotus meridionalis* und *M. polaris* (vgl. S. 410, 422) der Art am nächsten; von diesen hat der erste mammilläre Eiausschüsse, der zweite eine gefelderte Eischale. Auch sind bei *M. polaris* die Krallen eines Beines unter einander sehr ungleich groß, und beide sind sehr viel dünner als bei *Macrobiotus montanus*, auch ist die Mundröhre des *M. polaris* enger. Die freilich recht großen Eier (Fig. 263 E) von Schottland und Novaja Semlja (86, tab. 3, fig. 10; 93, tab. 1, fig. 4) mögen unter Vorbehalt als zu *M. montanus* gehörig angesehen werden.

Vorkommen: Novaja Semlja [Det. dub.]; Schottland [Det. dub.] (98, p. 93); Schweizer Alpen, 2000 m (62, p. 11); Neuseeland, Südinsel, etwa 2000 m (96, p. 116).

Macrobiotus ascensionensis Richt. (Fig. 264)

1908 *Macrobiotus ascensionensis* F. Richters 152, p. 17, tab. 1, fig. 4—6.
1928 *Macrobiotus ascensionensis* E. Marcus 81, p. 134, fig. 158.

Wird bis mittelgroß; hyalin; Augenpigment vorhanden. Mundröhre auffallend eng, 1—3 μ weit. Schlundkopf kugelig, bei den größten, 416 μ langen Stücken 30 μ im Durchmesser. Apophysen nicht festgestellt; drei kugelige Körner und bei alten Tieren ein kleines Komma, das bei Jungtieren nicht sicher erkannt werden konnte. Krallen vom Typus des *Macrobiotus hufelandii* (vgl. S. 403), ohne nähere Angaben. Eier auffallend hyalin, klein, kugelig, im Durchmesser 50 μ einschließlich der spitzen, kegelförmigen Ausschüsse. Vielleicht gehört ein in Südmexiko gefundenes Ei (57, p. 264, tab. 4, fig. 8) zu dieser Art.

Länge 112—416 μ; Eier schon bei 240 μ messenden Tieren zu erkennen.

Vorkommen: Ascension (152, p. 17).

Fig. 264. *Macrobiotus ascensionensis.* A Habitus, nach unvollkommener Mikrophotographie; B typisches Ei; C Ei aus Südmexiko (vgl. Text). (A und B nach 152; C nach 57.)

Macrobiotus luteus Thul.

1928 *Macrobiotus luteus* G. Thulin 184, p. 257.

Mittelgroß; Körperform dem *Macrobiotus occidentalis* (vgl. Fig. 244 A) sehr ähnlich; ebenso wie diese Art mit gelben Speicherzellen. Haut ohne Pigment. Augen klein, in gewöhnlicher, also hinterer Lage. Buccalapparat klein. Mundöffnung anscheinend nicht von Lamellen umgeben (184, p. 244). Mundröhre relativ dünn, beim Eintritt in den Schlundkopf schwach dorsalwärts konvex gebogen. Schlundkopf oval, mit großen Apophysen und kurzen Reihen von Einlagerungen, die aus drei gleich großen, länglich-ovalen Körnern bestehen, von denen die beiden hinteren einander etwas genähert sind. An das letzte Korn schließt ein kleines Komma eng an. Krallen mit kräftigen, stark gekrümmten Ästen; der Nebenast hoch ansitzend, also offenbar Haupt- und Nebenast auf weiter Strecke mit einander vereinigt. Lunulae glatt. Ein aus dem Ovar eines Weibchens herauspräpariertes Ei zeigte mit dem Ei von *M. occidentalis* übereinstimmende Ausschüsse (vgl. Fig. 245 C).

Länge bis 430 μ. Schlundkopflänge bei einem 412 μ langen Tier 33 μ = 80 ms.[1]) Kralle IV (das heißt die des vierten Beinpaares)

[1]) Um den Vergleich der verschiedenen Species zu erleichtern, gibt Thulin (184, p. 248ff.) die Dimensionen des Buccalapparates und der Krallen durch relative Maße an. Als solche hat er ms, d. h. $^0/_{00}$ der Körperlänge und cph, d. h. $^0/_0$ der Schlundkopf- (Pharynx-) Länge gewählt. Das Längenverhältnis zwischen Hinter- und Vorderkralle wird durch den Krallenlängenindex ausgedrückt, wobei die Nummer der Extremität, auf welche sich der Index bezieht, durch eine zugefügte römische Ziffer bezeichnet wird. Im Hinblick auf den bei *Hypsibius* allgemein, bei *Macrobiotus* nur sehr selten vorhandenen Längenunterschied zwischen Vorder- und Hinterkralle hat der Krallenlängenindex nur für *Hypsibius*-Arten allgemeine Bedeutung. Unter Krallenlänge versteht Thulin die größte geradlinige Länge des Krallenstammes, einschließlich der Nebenspitzen, unter Körperlänge die Länge des Körpers, ausschließlich der Extremitäten. Wie bereits erwähnt (vgl. S. 404, Anm.), nimmt die relative Länge des Buccalapparates und der Krallen im Verhältnis zur Körperlänge während des Wachstums ab. Aus diesem Grunde sollte man zur Messung möglichst nur erwachsene Exemplare oder jedenfalls die größten des vorhandenen Materials verwenden.

12,5 μ = 3 ms. Äußerer Durchmesser der Mundröhre 10 cph; Schlundkopfbreite 81 cph; Macroplacoidenreihe (die drei Körnchen ausschließlich des Kommas) 40 cph; jedes Macroplacoid (Körnchen) 11 $\times$ 7,5 cph.

Thulin unterscheidet diese leider nicht abgebildete Art durch die Färbung der Speicherzellen und die Form der Eiausschüsse von *Macrobiotus ascensionensis*, mit dem sie am nächsten verwandt zu sein scheint. Von den bisher beschriebenen Macrobioten mit farbigen Speicherzellen, *Macrobiotus occidentalis*, *M. rubens*, *M. coronifer* und *M. islandicus* unterscheidet sich *M. luteus* durch die Schlundkopfeinlagerungen. Ich halte es nicht für wahrscheinlich, daß ein so ausgezeichneter Systematiker, wie Thulin, eine nicht sicher abgegrenzte Art als neu beschrieben hätte, vermisse aber eine Abbildung und würde selber bei morphologischer Übereinstimmung einer Art mit einer schon beschriebenen auf eine Verschiedenheit der Speicherzellenfärbung keinen Wert legen. Beispielsweise verschwindet das individuell sehr verschiedene Gelb der Speicherzellen von *Hypsibius* (s. str.) *evelinae* nach etwa 10 Tage langem Hungern, die Speicherzellen werden dann farblos. Freilich hat Thulin auch morphologische Charaktere zur Abgrenzung seiner Species verwandt, und diese Merkmale verdienen, jedenfalls vorläufig, in der Systematik der Tardigraden den Vorzug vor physiologischen.

Vorkommen: Südschweden (184, p. 258).

Macrobiotus spec. 2 [Spec. dub. et inquir.]

1908 *Macrobiotus spec.* F. Richters 152, p. 26.
1928 *Macrobiotus spec. 2* E. Marcus 81, p. 134.

Kaum mittelgroß; Schlundkopf kugelig, mit drei kleinen, von vorn nach hinten an Größe zunehmenden Stäben; Krallenäste nur wenig mit einander verwachsen.

Länge bis 304 μ.

Die Genuszugehörigkeit dieser Art ist nicht sicher zu entscheiden, aber die Angabe über die Krallen spricht vielleicht für einen jungen *Macrobiotus*. Arten mit ausgesprochener Größenzunahme der drei Schlundkopfeinlagerungen von vorn nach hinten finden sich außer dieser nicht.

Vorkommen: Bangka (152, p. 26).

Macrobiotus furcatus Ehrbg. [Spec. inquir.] (Fig. 265)

1859 *Macrobiotus furcatus* C. G. Ehrenberg 38, p. 452, 455, tab. 2, fig. 2a, 2b.
1907 *Macrobiotus furcatus* J. Murray 94, p. 851, tab. 1, fig. 11b.
1921 *Macrobiotus furcatus* F. Heinis 62, p. 14.
1928 *Macrobiotus furcatus* E. Marcus 81, p. 135, fig. 159.

Klein; mit Augenpigment. Schlundkopf etwas oval, jederseits mit drei Stäben, von denen die beiden letzten etwas länger sind als

der erste. Krallen vom Typus des *Macrobiotus hufelandii*; die beiden Äste basal etwas verwachsen; Lunulae aller Krallen gezähnt. Ei kugelig, etwa 85 μ im Durchmesser mit ziemlich weit von einander entfernt stehenden, schmalen Stacheln.

Länge 260 μ.

Nach J. Murray (94, p. 851) ist *Macrobiotus furcatus* eine große Art, auch C. G. Ehrenberg gibt 726 μ an. Auch bezüglich der Krallen weicht Murray's Material von dem obiger Diagnose zugrunde liegenden Heinis'schen ab, da es Krallen vom Typus des *Macrobiotus macronyx* hat, d. h. sehr verschieden lange Haupt- und Nebenäste, die nur basal vereinigt sind. In der ersten und einzigen hier wiedergegebenen Abbildung der Art erscheint sie mit Granulationen der Cuticula an den Körperseiten und Beinen.

Vorkommen: Schottland?? (94, p. 851, 853, 854, Tafelerklärung; kein Fundort angegeben); Monte Rosa-Gruppe, etwa 3800 m (38, p. 452); Schweizer Alpen, am Monte Rosa, 2802 m (62, p. 7).

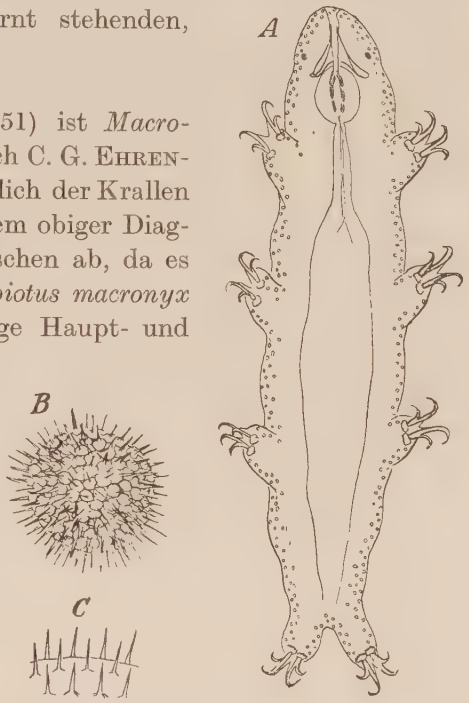


Fig. 265. *Macrobiotus furcatus*. A ventral; B Ei; C Eiausschüsse. (A und B nach 38; C nach 94.)

Macrobiotus virgatus J. Murr. (Fig. 266)

1910 *Macrobiotus virgatus* J. Murray 96, p. 142, 173, tab. 18, fig. 28, tab. 21, fig. 55a—55c.

1928 *Macrobiotus virgatus* E. Marcus 81, p. 135, fig. 160.

Groß, kräftig; Augenpigment vorhanden. Körper mit drei braunen Pigmentlängsbändern, ähnlich wie bei *Hypsibius oberhaeuseri* (vgl. S. 511), aber nicht so wie dort ins Purpurne spielend; ein Band median und jederseits eins lateral verlaufend. Die lateralen können in schmale Bänder aufgeteilt sein, außerdem sind zarte Querbänder vorhanden. Mundröhre sehr weit, 9—10 μ im Durchmesser, im Schlundkopf mit schwach ausgeprägter Flansche endigend. Stilette kräftig, etwa auf der Hälfte ihrer Länge in die Mundröhre eintretend. Schlundkopf (Fig. 266B) kurz-oval, mit Apophysen, zwei Stäben und dazwischen einem Korn; die Stäbe etwa viermal so lang wie breit, der zweite variiert von etwas länger als breit bis zu zweimal so lang wie breit. Krallen sehr dick; Haupt- und Nebenast an Länge sehr verschieden, auf halber

Länge des Hauptastes vereinigt; dieser letzte mit zwei dicken Nebenspitzen.

Länge bis zu 750 μ.

Das Ei der Art ist unbekannt; J. Murray's seiner Diagnose angefügte Erörterung könnte auf glatte, in die gehäutete Cuticula abgelegte Eier schließen lassen, wenn das Material von Franz-Josephsland (96, p. 174) tatsächlich zu *Macrobiotus virgatus* gehört. Der Autor selbst bezeichnet die Identifizierungen seines australischen und arktischen Materials deshalb als unsicher, weil sie sich nur auf die Schlundkopfeinlagerungen gründen. Bei den australischen Stücken (Fig. 266C) fehlt das Augenpigment; die Stilette verlaufen auf dreiviertel ihrer Länge gerade und dann ganz plötzlich nach außen gekrümmt, im Schlundkopf

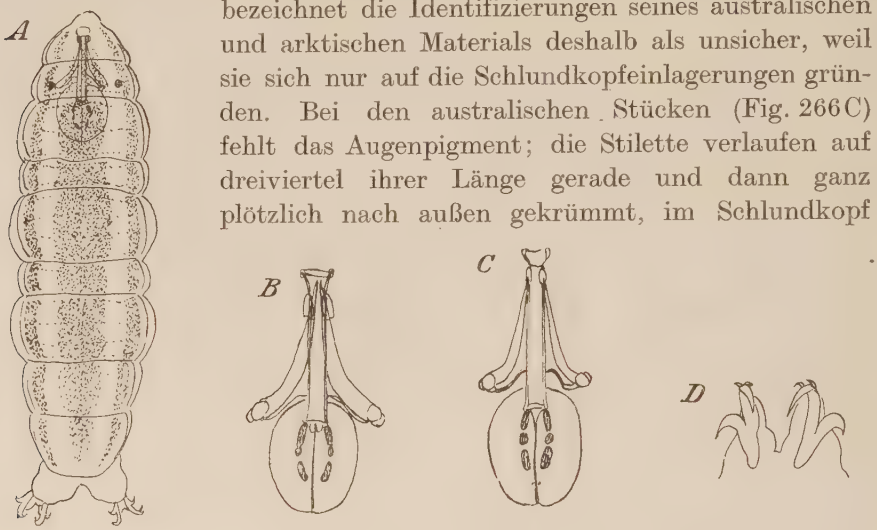


Fig. 266. *Macrobiotus virgatus*. A dorsal; B Schlundkopf typischer Stücke; C Schlundkopf aberranter (australischer) Stücke (vgl. Text); D Krallen typischer Stücke, ventral. (Nach 96.)

ist ein kleines Komma vorhanden. Dies alles sind Unterschiede gegenüber dem typischen *M. virgatus*, dessen Schlundkopfeinlagerungen jedoch bei keiner anderen Species des Genus *Macrobiotus* wieder vorkommen, und dem man daher die australischen und arktischen Formen auf Grund der Übereinstimmung eben dieser Einlagerungen wohl zuzählen kann. G. Thulin hält den *Macrobiotus virgatus* für nahe verwandt mit *M. richtersii* (184, p. 246).

Vorkommen: Franz-Josephsland [Det. dub.] (96, p. 174); Irland (99, p. 8); Australien, Neusüdwales, Blaue Berge [Det. dub.] (96, p. 142); Britisch Columbia, Vancouverinsel, Victoria; Kanada, Ottawa (96, p. 174); Peru, 2300 m (101, p. 28, 29).

Macrobiotus spec. 3 (Spec. inquir.) (Fig. 267)

1910 *Macrobiotus spec.* J. Murray 96, p. 148, 156, tab. 19, fig. 43a, 43b.
1928 *Macrobiotus spec. 3* E. Marcus 81, p. 136, fig. 161.

Mittelgroß; Augenpigment fehlt. Stumpf-braun pigmentiert, ähnlich wie *Macrobiotus hufelandii*. Stilette kräftig, Mundröhre weit,

Schlundkopf kurz-oval, 40 μ lang, 30 μ breit, mit Apophysen, drei kurzen, dicken Stäben und einem großen Komma. Der mittlere Stab ist etwas kürzer als der erste und der letzte. Krallen eines Beines gleich lang und gleich gebaut, mit langem Haupt- und kurzem Nebenast, die Äste also von sehr verschiedener Länge, nur basal vereinigt. Nebenspitzen am Hauptast nicht festgestellt.

Länge beinahe 500 μ.

Das Ei der Art ist unbekannt. Von den Arten, mit denen der Autor diese Species vergleicht (96, p. 149), kommt als nahestehend nur der durch seine dicken Krallen und deren Bau unterschiedene *Macrobiotus virgatus* (s. o.) in Frage.

Vorkommen: Fidschiinseln, Viti-Levu (96, p. 148); Sandwichinseln, Oahu (96, p. 156).

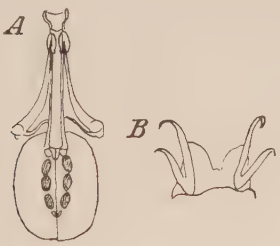


Fig. 267. *Macrobiotus spec. 3.* A Schlundkopf; B Krallen, ventral. (Nach 96.)

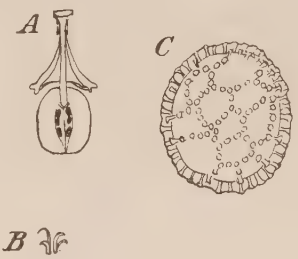


Fig. 268. *Macrobiotus hibernicus.* A Schlundkopf des aus dem Ei gedrückten Jungtieres; B Krallen des aus dem Ei gedrückten Jungtieres; C Ei. (Nach 99.)

Macrobiotus hibernicus J. Murr. (Fig. 268)

1911 *Macrobiotus hibernicus* J. Murray 99, p. 9, tab. 3, fig. 15a—15c.
1928 *Hypsibius hibernicus* E. Marcus 81, p. 197, fig. 243.
1928 *Macrobiotus hibernicus* G. Thulin 184, p. 242, 243, 245.

Von mittlerer Größe; Maße erwachsener Stücke noch nicht bekannt. Augenpigment vorhanden, normale, also hintere Lage der Augen. Mundöffnung mit Mundlamellen; Mundröhre nach G. Thulin mäßig weit, ihr äußerer Durchmesser beträgt 10—15% der Schlundkopflänge. Vor dem Eintritt in den Schlundkopf verläuft die Mundröhre gerade. Der rostral, also am Eingang etwas verbreiterte Schlundkopf zeigt drei kurze Stäbe und ein Komma. Krallen eines Beines, soweit bekannt, untereinander ziemlich gleich lang, bei beiden der Hauptast erheblich länger als der Nebenast, außerdem der Hauptast der größeren, hinteren Kralle noch etwas länger, als der der vorderen, kleineren Kralle. Eier kugelig oder oval, etwa 60—70 μ im Durchmesser, mit etwa doppelt so langen wie breiten Stäbchen versehen, die eine etwas erweiterte bulböse Basis, eine kontrahierte Mitte und einen verbreiterten, nagelartigen Kopf besitzen. Die Stäbchen sind in eine

hyaline Außenzone der Eischale so eingebettet, daß ihre an Größe variabeln Nagelköpfe nicht frei über die Eioberfläche hervorragen. Die Stäbchen sind zu einem netzartigen, ziemlich regelmäßigen Muster angeordnet; die einzelnen Maschen dieses Netzes sind annähernd kreisrund, und jede mißt etwa 15 μ im Durchmesser.

Länge des jungen, aus dem Ei gedrückten Tieres 140 μ. Der Längenunterschied zwischen dem Hauptast der hinteren und dem der vorderen Kralle hatte mich bestimmt, diese mir nur aus Murray's Beschreibung bekannte Art der Gattung *Hypsibius* zuzuordnen; G. Thulin, der die Art wiedergefunden und nachuntersucht hat, reiht sie bei *Macrobiotus* ein, ohne allerdings eine Abbildung der Krallen zu geben. Die Eier, deren Bau etwas an den der Eier von *Hypsibius hastatus* und *H. arcticus* erinnert, mit ihrer nur hier netzförmigen, durch die Anordnung der Stäbchen bedingten Zeichnung, sowie die drei Schlundkopfeinlagerungen sichern die Selbständigkeit der Species.

Vorkommen: Irland, 300 m (99, p. 9); Frankreich (125, p. 16).

Macrobiotus hufelandii-Gruppe

Cuticula glatt; Schlundkopf, von Komma und Apophysen abgesehen, mit zwei Einlagerungen.

Macrobiotus spectabilis Thul.

1928 *Macrobiotus spectabilis* G. Thulin 184, p. 258.

Körperform der des *Macrobiotus hufelandii* sehr ähnlich; Augenpigment vorhanden, und zwar vordere Augen. Mundöffnung mit zehn Mundlamellen, von denen dorsal und ventral je eine median sitzt. Mundröhre sehr weit, im äußeren Durchmesser etwa 18% der Schlundkopflänge messend, vor dem Eintritt in den Schlundkopf mit ventralwärts gerichteter Konvexität, also S-förmig gekrümmt. Schlundkopf oval, mit großen Apophysen, zwei großen Stäben, von denen der erste eineinhalb mal so lang wie der zweite ist und einem dicht anschließenden ziemlich großen Komma; der erste Stab mit einem Vorsprung. Krallen vom *hufelandii*-Typus, Lunulae glatt, ohne Falten oder Dornen. Die wahrscheinlich zu dieser Art gehörigen Eier sind areoliert und den typischen Eiern von *Hypsibius areolatus* mit geteilten Areolae (Fig. 352E) ähnlich. Die glatten, spitz-konischen Ausschüsse sind nur etwas kürzer; die Areolae sind eckig und zweigeteilt.

Länge 870 μ. Schlundkopflänge 70 μ = 80 ms[1]); Schlundkopfbreite 72 cph; Kralle IV 21,4 μ = 23,5 ms. Äußerer Durchmesser der Mundröhre 18,2 cph. Reihe der Schlundkopfstäbe 57 cph. Erster Schlundkopfstab 31,8 cph, zweiter 20,8 cph. Breite der Stäbe 4,2—6,1 cph. Komma 11 × 2,8 cph, seine Entfernung vom zweiten Stabe 4,0 cph.

[1]) Vgl. Anmerkung S. 425.

Innerer Durchmesser der Eischale 84 μ; Dicke der Eischale 6 μ; die Ausschüsse haben einen basalen Durchmesser von 20 μ und eine Höhe von 26 μ.

Obwohl die Zugehörigkeit der beschriebenen Eier zu *Macrobiotus spectabilis* nicht vollständig sichergestellt ist, können sie doch nach Thulin's Fundnotizen per exclusionem als die von *M. spectabilis* angesehen werden. Das Wiedererkennen der Art würde späteren Untersuchern durch eine Abbildung sehr erleichtert worden sein; eine nicht abgebildete neue Tardigradenart sollte eigentlich grundsätzlich als Species inquirenda gelten.

Vorkommen: Sibirien, Altai, in der Nähe des Telezkisees (184, p. 259).

Macrobiotus macronyx Duj. (Fig. 269)

1851 *Macrobiotus macronyx* F. Dujardin 31, p. 163, tab. 3, fig. 7, 8.
1905 *Macrobiotus macronyx* J. Murray 85, p. 693, tab. 3, fig. 16a—16d.
1909 *Makrobiotus makronyx* F. Richters 156, p. 28ff., tab. 2, fig. 4.
1928 *Macrobiotus macronyx* E. Marcus 81, p. 139, fig. 162.

Wird sehr groß; hyalin; Augenpigment vorhanden oder fehlend; Stilette kräftig, säbelförmig gebogen; Mundröhre weit; Schlundkopf kurz-oval bis fast kugelig mit zwei etwa 2 μ dicken, meist untereinander

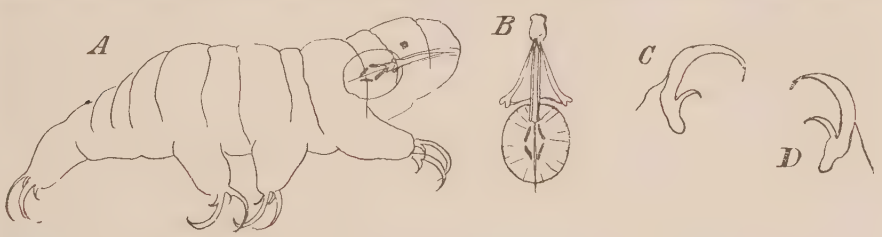


Fig. 269. *Macrobiotus macronyx*. A lateral; B Schlundkopf; C Kralle des ersten Beines, lateral; D Kralle des vierten Beines, lateral. (Nach 85.)

gleich langen Stäben. Komma fehlt. Es kann auch der zweite Stab dreimal so lang (36 μ) wie der erste (12 μ) sein (141, p. 351). Krallen eines Beines untereinander gleich gebaut, beide mit sehr großem, bei einem 520 μ langen Tier von der Basis bis zur höchsten Krümmung 27 μ langem Hauptast. Von diesem geht nahe der Basis ein kurzer, gekrümmter Nebenast in einem namentlich bei Beinpaar eins bis drei fast vollständig rechten Winkel ab. Dieser Nebenast ist bei Beinpaar eins bis drei besonders kurz und wird von J. Murray (85, p. 693) mit dem Nebenhaken („barb") einer Echiniscenkralle verglichen.

Länge bis zu 1000 μ, durchschnittlich 500 μ. Gelege von mehreren Eiern in der Cuticula, die Eier durchschnittlich etwa 40 μ lang und 30 μ breit.

Eine eigene Beweglichkeit, wie in der älteren Literatur angegeben wurde, kommt dem Nebenast nicht zu. Die Art gilt allgemein als Form des süßen Wassers, die zwischen Diatomeen- und Oscillarienrasen vorkommt. Sie lebt indessen auch zwischen teilweise überflutetem Moos, wie *Fontinalis* und anderen. Es sind auch Stücke in vollständig trockenem *Bryum* gefunden worden (141, p. 351), da sie aber nicht daraufhin untersucht wurden, ob sie aus dem eingetrockneten in den lebenstätigen Zustand zurückkehrten, können sie nicht als Beweis für das Vorkommen der Species auch an trockenen Stellen gelten (17, p. 141). Das „Wiederaufleben" nach dem Eintrocknen soll nach den Angaben der Literatur bei den „wasserbewohnenden" Tardigraden im Gegensatz zu den Landformen nicht stattfinden, indessen ist ein solcher Unterschied in der Fähigkeit, nach Eintrocknen wieder aktiv lebenstätig zu werden, experimentell bisher noch nicht ausreichend erwiesen und ein klarer Unterschied zwischen Wasser- und Moostardigraden vorläufig noch nicht deutlich zu erkennen (vgl. S. 203—204). Die ältere Synonymie der Art (94, p. 850—851; 156, p. 28ff.) lasse ich hier unerörtert. Wegen der häufigen Verwechselung der Species, namentlich mit *Hypsibius dujardini* (vgl. S. 498), vielleicht aber auch mit *Macrobiotus dispar* (vgl. S. 436), können die älteren Verbreitungsangaben, auch wenn das im folgenden nicht ausdrücklich angegeben wird, vielfach nicht mit Sicherheit auf *Macrobiotus macronyx* bezogen werden. Die von Kaufmann als *Macrobiotus dujardin* bezeichnete Art (68, tab. 6) gehört nach Krallen und Schlundkopfstäben sicher zu *Macrobiotus macronyx*, während von Erlanger's als *Macrobiotus macronyx* benannte Art (40—42) wahrscheinlich zu *Hypsibius dujardini*, vielleicht auch zu *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *megalonyx* zu stellen ist.

Vorkommen: Spitzbergen [Det. dub.] (J. Richard, Mém. soc. zool. France, vol. 11, 1898, p. 329); mittleres und südliches Schweden (141, p. 351; 156, p. 29; 17, p. 141); Finnischer Meerbusen, 1,8‰ Salzgehalt (102, p. 14); Schottland (85, p. 693); Belgien (A. Lameere, Man. Faun. Belg., vol. 1, 1895, p. 379); Unterelbe (141, p. 351); Sudeten, Riesengebirgsteiche (188, p. 192); Seefelder bei Reinerz (O. Harnisch, Zool. Jahrb. Syst. vol. 51, 1925, p. 56); Rheinprovinz bei Bonn (50, p. 111); Eifelmaare (123, p. 40); Taunus bei Frankfurt a. M. (156, p. 29); Schwarzwald; Schweizer Jura; Alpen (56, p. 32); Wallis, Schwarzsee, 2550 m (115, p. 366); Umgebung von Bern (fide 56, p. 29); Umgebung von Zürich (68, p. 221); hochalpine Gewässer, bis 2640 m, in 100 m Tiefe (188, p. 192); Lüner See, Rhätikon, 1950 m (58, p. 777); Hallstadt, Salzkammergut; Hohe Tatra, 2006 m (188, p. 192); Westfrankreich, Rennes (31, p. 163); Südfrankreich, Banyuls (A. Monard, Bull. soc. zool. France, vol. 53, 1928, p. 224); Himalaja, 2700 m [Det. dub.] (92, p. 271); Madagaskar [Det. dub.] (fide 156, p. 29); Amerika, ohne nähere Angabe (93, p. 680); Paraguay [Det. dub.] (23, p. 271).

Macrobiotus ambiguus J. Murr. (Fig. 270)

1907 *Macrobiotus ambiguus* J. Murray 91, p. 662, tab. 2, fig. 9a—9b.
1911 *Macrobiotus ambiguus* G. Thulin 183, p. 50, fig. 30—30b.
1928 *Macrobiotus ambiguus* E. Marcus 81, p. 140, fig. 163.

Wird sehr groß; hyalin oder leicht gelblich, im Alter auch braungelb. Augenpigment vorhanden. Mundöffnung von Mundlamellen kranzförmig umgeben. Mundröhre mäßig weit, 10—15% der Schlundkopflänge im äußeren Durchmesser, beim Jungtier im Ei 5 μ weit, beim erwachsenen bis etwa 10 μ weit. Vor dem Eintritt in den Schlundkopf verläuft die Mundröhre gerade. Stilette gekrümmt, mit sehr großer Furca. Schlundkopf kurz-oval, groß, bei einem 560 μ langen Tier 90 μ lang, 66 μ breit, mit großen Apophysen und zwei Stäben,

Fig. 270. *Macrobiotus ambiguus*. A Schlundkopf; B Kralle des ersten Beines, lateral; C Kralle des vierten Beines, lateral; D Ei. (A nach 91; B, C, D nach 183.)

deren vorderer entweder zweimal so lang ist wie der folgende oder um ein Drittel länger. Wie bei den meisten Species, sind auch hier die Schlundkopfstäbe der Jungtiere kürzer und dicker. Komma fehlt. Scheidenhalter nicht so weit caudalwärts reichend, wie bei *Macrobiotus hufelandii*. Die langen Krallen vom *macronyx*-Typus; der bei 560 μ langen Tieren bis 48 μ lange Hauptast an den Krallen des letzten Beinpaares wenig gebogen und etwas dünner als der ungefähr halb so lange Nebenast. An den drei vorderen Beinpaaren ist der Hauptast stärker gebogen und der Nebenast noch schwächer ausgebildet. Eier frei abgelegt, kugelig, 115—130 μ im Durchmesser, einschließlich der Ausschüsse; diese letzten sind ziemlich breite, niedrige Zipfel, die distal zugespitzt sind und einander mit ihren fünf- bis siebeneckigen, 9,5 μ breiten Basalteilen berühren.

Länge bis 863 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares; ein frisch geschlüpftes Jungtier 293 μ. Bei Jungtieren messen die Krallen 24 μ, bei einem ausgewachsenen von 792 μ Länge die am ersten bis dritten Beinpaar 35 μ, die am vierten Beinpaar 46 μ.

Erwachsene Tiere dieser Art sind von *Macrobiotus dispar*-Stücken ohne Dorsalfortsätze (vgl. S. 435) kaum zu unterscheiden, die Eier beider Species sind jedoch ganz verschieden. Das Ei des *Macrobiotus ambiguus* ähnelt am meisten dem von *Macrobiotus harmsworthi* (vgl.

S. 419), ist aber bedeutend größer und hat meist nicht die deutlich vom Basalteil abgesetzten, zitzenförmigen Distalfortsätze jener Species. Indessen variiert dieser Charakter, und von J. Murray selbst dem *Macrobiotus ambiguus* zugezählte Tiere aus den Karpathen haben genau wie *M. harmsworthi* die zwiebelförmigen Eiausschüsse (157, p. 9).

Vorkommen: Franz-Josephsland (93, p. 672); Spitzbergen (91, p. 663); Lappland (183, p. 51); Shetlandinseln (91, p. 644); Schottland (98, p. 89); Genfer See, zwischen *Thamnium lemani*, etwa 65 m tief (91, p. 645); Alpen, Lünersee im Rhätikon, 1950 m (58, p. 777); Karpathen, 2300 m (157, p. 9).

Macrobiotus ampullaceus Thul. (Fig. 271)

1911 *Macrobiotus ampullaceus* G. Thulin 183, p. 51, fig. 31—31e.
1928 *Macrobiotus ampullaceus* E. Marcus 81, p. 141, fig. 164.

Groß; Augenpigment vorhanden. Mundröhre mäßig weit, im äußeren Durchmesser 10—15% der Schlundkopflänge messend, vor dem Eintritt in den Schlundkopf gerade verlaufend. Schlundkopf

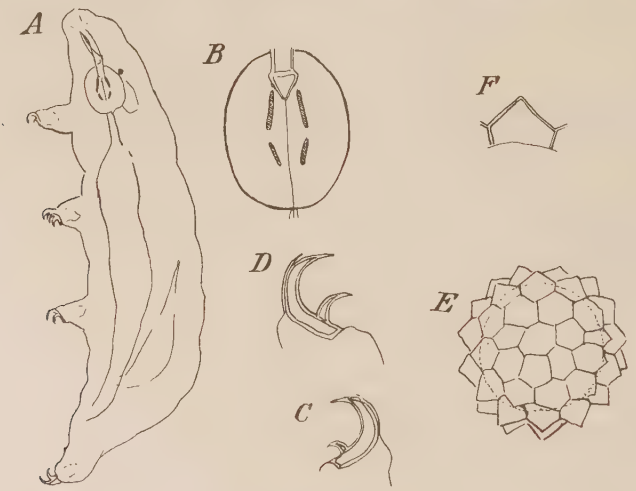


Fig. 271. *Macrobiotus ampullaceus*. A lateral; B Schlundkopf; C Kralle des ersten Beines, lateral; D Kralle des vierten Beines, lateral; E Ei; F Eiausschuß. (Nach 183.)

längs-oval, mit zwei dünnen Stäben, ohne Komma. Krallen grob und ziemlich kurz, vom *macronyx*-Typus, bei den längsten gefundenen, 530 μ messenden Stücken am ersten bis dritten Beinpaar 15,4 μ, am vierten 18,4 μ lang. Hauptäste dick, stark gebogen, jeder mit zwei Nebenspitzen; Nebenäste an den drei ersten Beinpaaren sehr klein und schwach, am vierten bedeutend größer, wenn auch schmaler als der Hauptast. Die frei abgelegten Eier mit großen Ausschüssen versehen, einschließlich dieser 91 μ, ohne sie 68 μ messend. Die Breite der Ausschüsse von 14—23 μ variierend. Die Ausschüsse haben eine meist

sechseckige Basalfläche, stoßen eine Strecke weit mit ihren Seiten aneinander und enden mit einer konischen Spitze oder mit halbkugelförmig abgerundeter Fläche. Das Ei ist also von einem Mantel blasenähnlicher, prismatischer Räume umgeben.

Länge bis zu 530 μ; Jungtiere von 197 μ Länge haben relativ größere Krallen; 12,8 μ am vierten Beinpaar.

Diese der vorigen nahestehenden Species unterscheidet sich von jener durch geringere Größe, dünnere Schlundkopfstäbe und bedeutend kürzere Krallen mit dickeren, stärker gebogenen Hauptästen. Typische Eier beider Arten sind deutlich zu unterscheiden, aber die Größe und die Anzahl der Ausschüsse ist bei *M. ampullaceus* sehr variabel; es sind Eier gefunden worden, deren Charaktere zwischen denen von *M. ampullaceus* und *M. ambiguus* stehen.

Vorkommen: Lappland (183, p. 51).

Macrobiotus dispar J. Murr. (Fig. 272)

1907 *Macrobiotus dispar* J. Murray 89, p. 6, fig. 1—5; 94, tab. 1, fig. 1—5, 9, 11a, tab. 2, fig. 12—14.

1928 *Macrobiotus dispar* E. Marcus 81, p. 142, fig. 166.

Groß; hyalin, gelblich oder braun; Augenpigment vorhanden; Cuticula glatt, gewöhnlich trägt sie zwei dorsale, in ihrer Größe variable, kegelförmige, zwischen drittem und viertem Beinpaar stehende Fortsätze, die indessen auch oft fehlen können. Mundöffnung mit Mundlamellen; Mundröhre mäßig weit, im äußeren Durchmesser 10—15% der Schlundkopflänge messend; vor dem Eintritt in den Schlundkopf gerade verlaufend. Stilette säbelförmig, mit sehr breiter Furca. Schlundkopf groß,

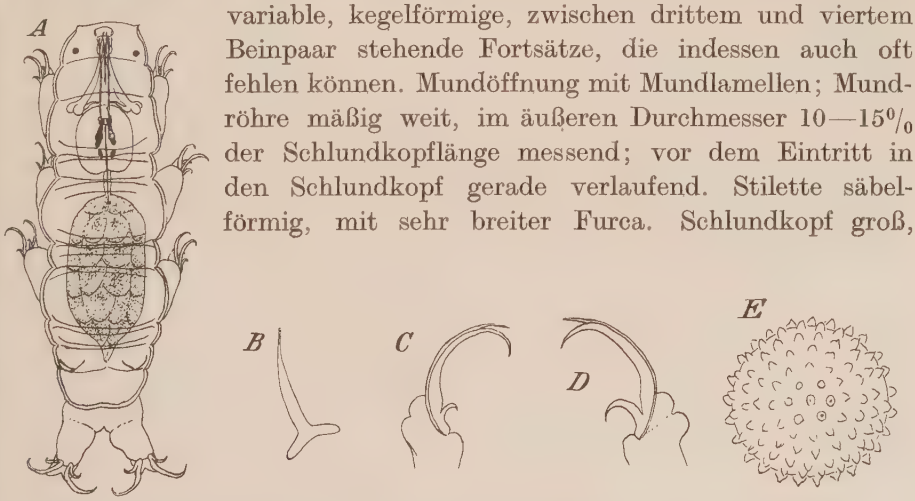


Fig. 272. *Macrobiotus dispar*. A dorsal; B Stilett, lateral; C Kralle der vorderen Beine, lateral; D Kralle des vierten Beines, lateral; E Ei. (Nach 89.)

80 μ lang, kurz-oval mit Apophysen und zwei Stäben, von denen der erste gebrochen und mehr als doppelt so lang wie der zweite ist. Komma fehlt. Krallen vom *macronyx*-Typ (vgl. S. 403), mit mächtigem, gekrümmtem Hauptast, der zwei sehr lange, gerade Nebenspitzen trägt; der Nebenast der drei ersten Beinpaare ganz

kurz und schwach, am vierten Beinpaar größer, und zwar etwa ein Drittel so lang wie der Hauptast. Die einzeln abgelegten Eier sind kugelig, messen einschließlich der Ausschüsse im Durchmesser 90 μ; die Ausschüsse sind kurze, weit voneinander entfernt stehende Kegel.

Länge bis 600 μ und darüber.

Die Art ist dem *Macrobiotus macronyx* (vgl. S. 432) sehr ähnlich und wahrscheinlich, wenn den Autoren keine Eier vorlagen, oft mit ihm verwechselt worden. Das Ei des *Macrobiotus dispar* ist von dem des *M. pullari* (vgl. S. 437) nicht zu unterscheiden, aber dieser letzte hat ganz andere Schlundkopfeinlagerungen und Krallen vom *echinogenitus*-Typus (vgl. S. 403). Wie hinsichtlich des Eitypus, so stehen auch nach Schlundkopfstäben und Krallen *M. ambiguus* (vgl. S. 433) und *M. ferdinandi* (vgl. S. 438) der Art am nächsten, indessen sind bei dem ersten die Eiausschüsse anders gestaltet und viel dichter angeordnet, *M. ferdinandi* ist kleiner, und der Nebenast der Krallen ist viel länger, sodaß ein Vergleich der Fig. 275C und Fig. 272C die richtige Unterscheidung beider Species sofort ermöglichen wird. Außerdem dürften die Krallen von *M. ferdinandi* auch zum *echinogenitus*- oder V-Typus gehören, wie die von *Macrobiotus pullari*, und diese beiden Arten synonym sein. *M. ampullaceus* hat andere Eiausschüsse und kürzere, sowie stärker gekrümmte Krallen. *Macrobiotus dispar* kommt auch mit anomal verlängerter „*Diphascon*"-artiger Mundröhre vor (91, p. 662). Von dieser Art ist die Encystierung, die indessen nicht auf die sogenannten „wasserbewohnenden" Formen beschränkt ist, am ausführlichsten beschrieben worden (94, p. 838—841). Die Art gilt als sogenannte „Wasserforni", ist aber auch in feuchten Baummoosen und in *Haastia* gesammelt worden (96, p. 117).

Vorkommen: Franz-Josephsland; Spitzbergen; Shetlandinseln; Schottland (91, p. 644, 662); England (91, p. 662); bei Berlin, aus *Fontinalis* (77, p. 332); in Berliner Aquarien (81, p. 143); in Leipziger Aquarien (78, p. 151, Anm.), wahrscheinlich mit Wasser aus Teich bei Bautzen eingeschleppt. Weimar (130, p. 263); Lüner See im Rhätikon, 1950 m (58, p. 777); Asien, ohne nähere Angabe (93, p. 680); Sydney (96, p. 140); Neuseeland, Südinsel, bis 2000 m (96, p. 117); Südamerika, ohne nähere Angabe (96, p. 120).

Macrobiotus dubius J. Murr. (Fig. 273)

1907 *Macrobiotus dubius* J. Murray 91, p. 664, tab. 3, fig. 17a—17c.
1928 *Macrobiotus dubius* E. Marcus 81, p. 143, fig. 167.

Kaum mittelgroß; hyalin; Augenpigment vorhanden oder auch fehlend. Stilette gegen die Furca hin bauchig erweitert. Schlundkopf länglich oval, ziemlich schmal, mit Apophysen und zwei Stäben, deren erster gebrochen und wie aus zwei Stäben verschmolzen aussieht; der zweite ist halb so lang und einheitlich. Komma fehlt. Krallen vom

echinogenitus-Typus (vgl. S. 403); der Nebenast etwa zwei Drittel so lang wie der Hauptast. Von der ganz kurzen, gemeinsamen Basis aus divergieren beide Äste in einem Winkel von etwa 30°.

Länge 312 μ.

Die mit großen Augenpigmentflecken versehenen grönländischen Stücke (161, p. 15) stelle ich ohne Bedenken zu der in der Originaldiagnose als „augenlos" beschriebenen Art, da das Vorhandensein oder Fehlen dieses Pigments ganz allgemein innerhalb der Genera *Macrobiotus* wie *Hypsibius* bei Tieren derselben Species variiert. Da das Ei der Art unbekannt ist, läßt sie sich nicht vollständig umgrenzen. Schlundkopfeinlagerungen und Krallen weisen sie in die Nähe von *Macrobiotus pullari*.

Vorkommen: Grönland (161, p. 15); Shetlandinseln; Schottland (91, p. 664; 98, p. 89).

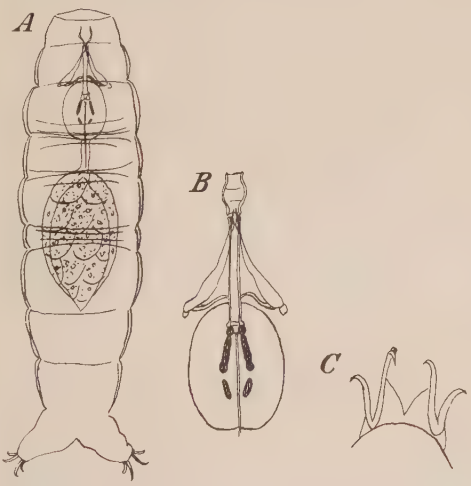


Fig. 273. *Macrobiotus dubius*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen, ventral. (Nach 91.)

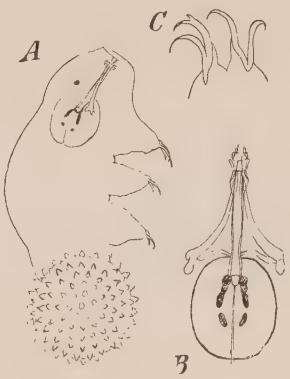


Fig. 274. *Macrobiotus pullari*. A Jungtier aus dem Ei kriechend; B Schlundkopf; C Krallen, ventral. (Nach 91.)

Macrobiotus pullari J. Murr. (Fig. 274).

1907 *Macrobiotus pullari* J. Murray 91, p. 663, tab. 2, fig. 8a—8c.
1928 *Macrobiotus pullari* E. Marcus 81, p. 144, fig. 168.

Groß; braun; das Pigment in Längs- und Querbändern, ähnlich wie bei *Hypsibius oberhaeuseri* angeordnet. Stilette gedrungen, gebogen; Schlundkopf kurz-oval, 48 μ lang, mit einem langen ersten Stab, der gebrochen ist und wie aus zwei Stäben zusammengesetzt erscheint und einem halb so langen zweiten. Ausnahmsweise ist der erste Stab durchgeschnürt (102, p. 14), sodaß im ganzen drei Schlundkopfstäbe ausgebildet sind. Komma fehlt. Krallen vom *echinogenitus*- oder V-Typus, also Haupt- und Nebenast von kurzer gemeinsamer Basis aus divergierend, beide Äste an Länge wenig verschieden. Eier

kugelig, aber auch nicht selten oval, die ersten 75 μ, die zweiten 90 μ im Durchmesser, einschließlich der Ausschüsse. Diese sind kurze, spitze, kegelförmige Stacheln von glatter Oberfläche und stehen so weit voneinander entfernt, daß überall zwischen ihren Basalteilen die Eischale zu erkennen ist. Die Eier werden frei und oft in Gruppen zu zwei und drei und bis zu acht abgelegt (vgl. Fig. 104, *5*), gelegentlich findet sich auch ein solcher Eihaufen in der abgeworfenen Cuticula.

Länge bis 570 μ.

Bei Besprechung des *Macrobiotus dispar* war die Ähnlichkeit der Eier mit denen von *M. pullari* bereits erwähnt und auf die unterscheidenden Merkmale beider Arten war hingewiesen worden (vgl. S. 436). Über die Beziehungen der Art zu *Macrobiotus ferdinandi* wird bei dessen Erörterung einzugehen sein (siehe unten).

Vorkommen: Spitzbergen (93, p. 671); Schottland (98, p. 89); Finnland (102, p. 14); Wannsee bei Berlin (77, p. 328, fig. 1); Südamerika, Colombia (59, p. 717).

Macrobiotus ferdinandi Reukauf (Fig. 275).

1912 *Macrobiotus ferdinandi* E. Reukauf 127, p. 352, fig. 1—6.
1928 *Macrobiotus ferdinandi* E. Marcus 81, p. 142, fig. 165.

Durchschnittlich kaum mittelgroß; Augenpigment vorhanden. Buccalapparat klein, bei einer Gesamtlänge von durchschnittlich 350 μ wurden von der Mundöffnung bis zum caudalen Rande des Schlund-

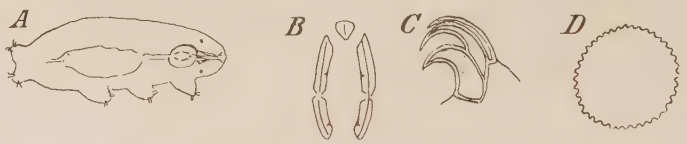


Fig. 275. *Macrobiotus ferdinandi*. A ventrolateral; B Apophyse und Schlundkopfleisten; C Kralle des vierten Beines, lateral; D Umriß des Eies. (Nach 127.)

kopfes etwa 85 μ gemessen. Schlundkopf kurz-oval, mit zwei Stäben, die ähnlich wie bei *Macrobiotus dispar* (vgl. S. 435) gebaut, nur viel kleiner sind. Es ist also der erste Stab gebrochen und länger als der zweite. Die Krallen sind nach dem *echinogenitus*- oder V-Typus (vgl. S. 403) gebaut; die Nebenspitzen der Hauptäste sind besonders kräftig. Eier kugelig, 60—70 μ im Durchmesser, meist frei abgelegt, nur ausnahmsweise wurden mehrere in der alten Cuticula gefunden; die Ausschüsse sind kräftige, distal stumpf gerundete Kegel.

Länge durchschnittlich 350 μ.

Die frühere Angabe über die Krallen (81, p. 142) ist in der hier vorgenommenen Weise zu berichtigen, und damit fällt ein wesentlicher Unterschied zwischen dieser Art und *Macrobiotus pullari* fort. Thulin setzt beide Arten, obgleich er sie nur aus der Literatur kennt, synonym

(184, p. 246). Freilich ließen sich die gracileren Krallen des *M. pullari* und die relativ größere Länge von dessen erstem Schlundkopfstabe als geringfügige Unterscheidungsmerkmale gegenüber *M. ferdinandi* anführen. Hinzu kommt, daß die Eiausschüsse bei *M. pullari* spitz, bei *M. ferdinandi* gerundet endigen. Der Größenunterschied der beiden Arten ist für eine Trennung der Species weniger bedeutsam.

Vorkommen: Weimar (127, p. 352).

Macrobiotus hufelandii C. A. S. Sch. (Fig. 1, 276).

1834 *Macrobiotus Hufelandii* C. A. S. Schultze 170, p. [5—7], tab. [1], fig. 1—4.
1866 *Macrobiotus Schultzei* R. Greeff 50, p. 117, tab. 6, fig. 1, 3, 8, 9, tab. 7, fig. 11.
1911 *Macrobiotus Hufelandii* G. Thulin 183, p. 49, fig. 29.
1914 *Macrobiotus interruptus* P. della Valle 26, p. 29, tab. 11, fig. 28—31.
[?] 1914 *Macrobiotus diodon* P. della Valle 26, p. 29, tab. 11, fig. 32—36.
1928 *Macrobiotus hufelandii* E. Marcus 81, p. 145, fig. 169.

Wird sehr groß; im Alter dunkel stumpf-braun pigmentiert. Augenpigment vorhanden oder fehlend. Mundöffnung von Mundlamellen umgeben. Mundröhre mäßig weit, im äußeren Durchmesser 10—15% der Schlundkopflänge messend, vor Eintritt in den Schlundkopf meist gerade, manchmal aber auch mit schwacher, ventralwärts gerichteter Konvexität verlaufend. Stilette dick, kräftig gekrümmt. Schlundkopf groß, kurz-oval, mit Apophysen, zwei Stäben und einem Komma; der erste Stab bedeutend länger, meist doppelt so lang wie der zweite, selten glatt und ungebrochen, vielmehr meist wie gebrochen aussehend, eingeschnürt bis zweigeteilt; im letzten Falle also drei Schlundkopfstäbe. Wie bei vielen Species sind die Schlundkopfstäbe jüngerer Stücke relativ kürzer und dicker als bei älteren. Krallen derb, Haupt- und Nebenast auf fast halber Länge des Hauptastes vereinigt, dieser letzte mit zwei kräftigen Nebenspitzen; bei Jungtieren (Fig. 276 B) sind die Krallenäste nicht so weit wie bei erwachsenen mit einander vereinigt. Am vierten Beinpaar der erwachsenen Tiere divergieren beide Krallenäste mehr als bei den übrigen Beinen. Von den bis zu 15 im Ovar befindlichen Eiern reifen gleichzeitig meist etwa vier; sie werden einzeln abgelegt, aber auch zu zwei bis acht vereinigt, manchmal in der Cuticula. Der Durchmesser der kugeligen Eier beträgt ohne Ausschüsse 72—90 μ, die Ausschüsse sind 3—10 μ lang und gleichen umgekehrten Eierbechern, haben also einen tassenkopfartigen,

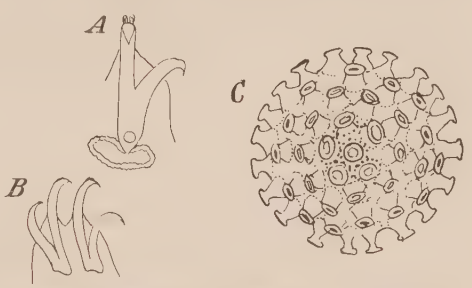


Fig. 276. *Macrobiotus hufelandii*. A Kralle des vierten Beines eines adulten Tieres, ventral; B Krallen eines Jungtieres, ventral; C Ei. (A nach 183; B nach 78; C nach 81.)

breiten Basalteil, eine schmale mittlere Partie und distal eine konkave Endscheibe, deren Rand gewöhnlich glatt, manchmal aber auch kronenartig (150, p. 208) mit kleinen Haken versehen und wie ausgefranst erscheint. Am Eirand zählt man in einer Ebene etwa 19—27 Ausschüsse. Die Basis eines jeden Eiausschusses ist von einem Perlenkranz umgeben; die Perlen sind eigentlich feine Leisten, die, etwa 13 an der Zahl, radiär die Basis umstellen. Dieser Perlenkranz kann auch vollständig fehlen, verliert namentlich bei kürzeren Ausschüssen an Deutlichkeit. In Vorarlberger Material fanden sich nur Eier, bei denen die schmale, mittlere Partie der Ausschüsse fehlte, sodaß halbkugelige Buckel mit Perlenkränzen zustande kamen.

Länge 625 μ und mehr, bis zu 1200 μ (96, p. 166). Diese letzten Stücke aus den kanadischen Rocky Mountains sind mit ebenso langen Milnesien (56, p. 47 u. a.) die größten bisher gefundenen Tardigraden.

Die weite Verbreitung der Art führt F. Heinis (56, p. 64) auf die von ihm für *Macrobiotus hufelandii* wie für *Hypsibius oberhaeuseri* (vgl. S. 233) experimentell erwiesene große Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung zurück. Das Ei von *M. hufelandii* ist sogar in 10 cm Tiefe im Humus gefunden worden (60, p. 83), wohin es durch Wasser transportiert worden sein mag. Im allgemeinen ist *Macrobiotus hufelandii* eine Moosform, kommt aber auch im Ufergebiet von Seen und bis zu 100 m Wassertiefe vor (85, p. 690). Nicht alle der im folgenden zusammengestellten Fundangaben der ohne Eier nicht einwandfrei zu identifizierenden Art sind mit Sicherheit auf *Macrobiotus hufelandii* zu beziehen; die arktischen der älteren Literatur (167, p. 194) habe ich als mindestens unsicher (140, p. 502), gar nicht aufgenommen. *Macrobiotus interruptus* (26, p. 29, tab. 11, fig. 28—31), bei dem der erste Schlundkopfstab etwas weiter caudal als gewöhnlich durchgeschnürt ist, gehört als Synonym zu *M. hufelandii*. *Macrobiotus diodon* (26, p. 29, tab. 11, fig. 32—36) ist nicht sicher unterzubringen, weil der Autor es versäumt hat, die vorhandenen reifen Eier aus dem fixierten Tier herauszudrücken. Es handelt sich bei dieser Art jedoch höchstwahrscheinlich auch um *Macrobiotus hufelandii*, nach dem Schlundkopf und den Krallenbildern in Fig. 32 und 35 zu urteilen; die Krallen der Fig. 36 stellen die eines jungen Tieres dar, bei dem die Krallenäste noch weiter getrennt sind. Zur Ergänzung oder zur Wiederaufnahme des fragmentarisch und widerspruchsvoll beschriebenen *Hypsibius tetradactylus* Greeff (vgl. S. 542) ist *M. diodon* jedenfalls nicht geeignet. Die bei della Valle (und seinem Schüler Teodoro) und bei J. Murray verschiedene Auffassung des „*Acarus ursellus*" O. F. Müller 1785 wird bei Erörterung des *Hypsibius dujardini* (vgl. S. 499) erwähnt. Die von Franz-Josephsland nach leeren Häuten und einem Ei, aus dem das ganze Tier gedrückt werden konnte, beschriebene *Macrobiotus spec.* (161, p. 13, tab. 2, fig. 12) stelle ich gleich-

falls zu *Macrobiotus hufelandii*. Einigermaßen vom Typus abweichend sind shetländische Stücke (91, p. 661), bei denen der zweite Schlundkopfstab fast so lang ist wie der erste; die Mundröhre ist außerdem enger als bei den typischen Stücken und endet im Schlundkopf mit einer starken Flansche. Am Krallenhauptast dieser shetländischen Stücke konnte nur eine Nebenspitze beobachtet werden. Da J. Murray (91, p. 661) die Übereinstimmung der Eier mit den typischen hervorhebt, können die erwähnten Stücke von den Shetlandinseln wohl unbedenklich dem *Macrobiotus hufelandii* zugerechnet werden. Das mehrfach von *M. hufelandii* berichtete (so 116, p. 189) Fehlen des Augenpigmentes, auf Grund dessen der oben in der Synonymie aufgeführte *Macrobiotus schultzei* zu Unrecht von *M. hufelandii* getrennt worden war (109, p. 536; 70, p. 206), ist kein Merkmal von spezifischem Wert. Die Unterschiede des *Macrobiotus hufelandioides*, dessen Ei mit dem von *M. hufelandii* durchaus übereinstimmt, sind bei Besprechung des ersten (vgl. S. 418) bereits erörtert worden. Diese Übereinstimmung der Eier bezieht sich vor allen Dingen auf die typische Form des *Macrobiotus hufelandioides* (Fig. 256C). Die flaschenförmigen Eiausschüsse der aberranten Form dieser Art (Fig. 257C) sind habituell von denen des *M. hufelandii* doch recht verschieden. Da das Ei des *Macrobiotus eminens* (vgl. S. 455) mit seinen kurzhalsigen Kochflaschen gleichenden Ausschüssen der aberranten Form des *Macrobiotus hufelandioides* am nächsten kommt, möchte ich davon absehen, den zweifelhaften M. *eminens* mit Thulin (184, p. 245) dem *M. hufelandii* synonym zu setzen. *Macrobiotus eminens* bleibt am besten Species dub. et inquir. Das Gleiche gilt von *M. vanhoeffeni*, der wahrscheinlich auf *Macrobiotus hufelandii*-Eier mit aufgefranster Endscheibe der Ausschüsse gegründet worden ist (vgl. S. 415).

Vorkommen: Grönland (161, p. 11); Franz-Josephsland (93, p. 672); Spitzbergen (136, p. 169); Island (142, p. 375); Norwegen, Bergen (141, p. 350); Lappland (183, p. 49); Nord-, Mittel-, Südschweden (183, p. 49); Südwestschweden (17, p. 139); Gotland (141, p. 350); Bornholm (141, p. 350); Finnland (102, p. 10); Faröer (177, p. 210); Shetlandinseln; Orkneyinseln (91, p. 644); Irland (99, p. 3); Schottland, bis 1200 m (85, p. 690); Niederlande (72, p. XLV); Belgien (A. Lameere, Man. Faun. Belg. vol. I. 1895, p. 379); Helgoland (77, p. 335); Mecklenburg; Mark Brandenburg, bei Berlin (81, p. 147); Mecklenburgische Küste, Rügen (141, p. 350); Ostpreußen (178, p. 14); Moskau (140, p. 503); Rheinprovinz (116, p. 189); Taunus bei Frankfurt a. M. (134, p. 13); Freiburg im Breisgau (170, p. 5); Schwarzwald (56, p. 33); Voralpen bei Freiburg—Schweiz (120, p. 6); Vogesen; Schweizer Jura; Alpen, bis 4000 m; Alpenseen (56, p. 33, 100; 58, p. 777); Mont Blanc (38a, p. 782); Vorarlberg, Vallüla, 2800 m; Tirol, Kitzbühel (81, p. 147); Niederösterreich, bei Lunz (15, p. 280); Paris (27,

p. 285); Lugano (140, p. 503); Süditalien, Astroni (26, p. 29); Himalaja, bis 2700 m (92, p. 270); Sumatra, über 1000 m; Java, Pangerango, 3000 m (81, p. 147); Krakatau (63, p. 60); Tenerifa (55, p. 716); Britisch Ostafrika, Uganda; Nordtransvaal (100, p. 138, 143); Kapland (95, p. 522); Sandwichinseln (150, p. 208); Samoa (150, p. 208); Australien, Queensland; Neusüdwales (96, p. 137); Neuseeland (96, p. 114); Britisch Columbia, Vancouver (150, p. 208); Kanada (96, p. 166); Park in Washington (D. C.) (81, p. 147); Südmexiko (57, p. 263); Südamerika, Colombia (158, p. 276; 59, p. 715) Peru, 2300 m (101, p. 28); Paraguay (158, p. 274); Feuerland (153, p. 6); Crozetgruppe, Possessioninsel (140, p. 503); Kerguelen (149, p. 295); St. Paul-Insel (38b, p. 1097).

Macrobiotus rubens J. Murr. (Fig. 277)

1907 *Macrobiotus rubens* J. Murray 92, p. 270, tab. 14, fig. 5a—5d.
1928 *Macrobiotus rubens* E. Marcus 81, p. 147, fig. 170.

Mittelgroß; mit rötlich-braunen Speicherzellen; Augenpigment vorhanden; Mundröhre ziemlich eng; bei 368—392 μ langen Tieren 2,5 μ weit. Schlundkopf mit Einlagerungen wie bei *Macrobiotus hufelandii*, also mit Apophysen, einem gebrochenen Doppelstab und einem halb so großen zweiten. Komma vorhanden. Krallen gleichfalls wie bei der vorigen Art, also Haupt- und Nebenast auf halber Länge des Hauptastes vereinigt; dieser letzte mit zwei Nebenspitzen. Eier oval, glatt, in Gelegen bis zu fünf in der alten Cuticula abgelegt.

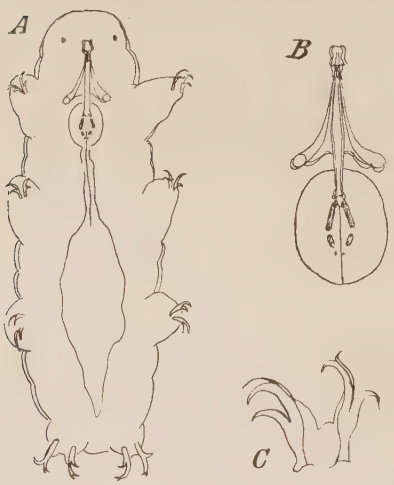


Fig. 277. *Macrobiotus rubens*. A ventral; B Schlundkopf; C Krallen, ventral. (Nach 92.)

Länge bis zu 430 μ.

Sofern man nicht in der Pigmentierung einen Speciescharakter sehen will, der zur Determination der meist hyalinen Jungtiere übrigens ungeeignet ist, liegt der einzige, freilich wesentliche Unterschied der Art dem *Macrobiotus hufelandii* gegenüber in dem Modus der Eiablage und dem Bau der Eischale.

Vorkommen: Himalaja, 2000 m (92, p. 270); Sumatra (152, p. 25); Britisch Ostafrika (100, p. 143); Ascension (152, p. 17); Australien, Blaue Berge, zwischen 1000 und 1700 m (96, p. 141); Südmexiko (57, p. 264); Südamerika, Colombia (59, p. 718); Bolivia, 1000—2000 m (101, p. 28).

Macrobiotus spec. 4 [Spec. inquir.] (Fig. 278)

1910 *Macrobiotus spec.* J. Murray 96, p. 159, tab. 19, fig. 42a, 42b.
1928 *Macrobiotus spec. 4* E. Marcus 81, p. 148, fig. 171.

Mittelgroß; hyalin; Augenpigment vorhanden; Stilette schwächer und Mundröhre enger als bei *Macrobiotus hufelandii*, die letzte im Schlundkopf mit hervortretender Flansche endigend. Schlundkopf kurz-oval mit zwei Stäben und einem sehr kleinen Komma. Der erste Stab ist mehr als doppelt so lang wie der zweite und trägt einen nach außen quer vorspringenden, gerundeten Fortsatz nahe seinem rostralen Ende. Apophysen konnten nicht festgestellt werden. Krallenhaupt- und Nebenast von verschiedener Länge, über der gemeinsamen Basis noch ein kurzes Stück weit vereinigt, die Krallen damit also noch unter den *echinogenitus*-Typus fallend.

Länge 350 μ.

Da das Ei nicht bekannt ist, kann nach den heute für die Neubenennung einer *Macrobiotus*-Art geltenden Prinzipien die durch ihre Krallen und namentlich den ersten Schlundkopfstab wohlcharakterisierte Species nicht benannt werden.

Vorkommen: Sandwichinseln, Oahu (96, p. 156).

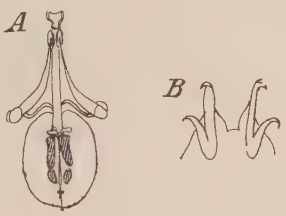


Fig. 278. *Macrobiotus spec. 4.* A Schlundkopf; B Krallen, ventral. (Nach 96.)

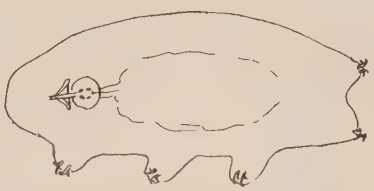


Fig. 279. *Macrobiotus spec. 5*, nach unvollkommener Mikrophotographie. (Nach 154.)

Macrobiotus spec. 5 [Spec. dub. et inquir.] (Fig. 279)

1909 *Macrobiotus spec. C* F. Richters 154, p. 606, textfig. 3.
1928 *Macrobiotus spec. 5* E. Marcus 81, p. 148, fig. 172.

Kaum mittelgroß, gedrungen; Augenpigment fehlt; Mundröhre ziemlich eng (3 μ), 27 μ lang; Stilette nicht stark gekrümmt, 18 μ lang; Schlundkopf kugelig, 30 μ im Durchmesser, mit Apophysen und zwei kurzen Stäben, von denen der erste 4 μ, der zweite 3 μ lang ist. Komma fehlt. Krallen mittelgroß; vom *echinogenitus*-Typus, die Äste also von der kurzen gemeinsamen Basis aus divergierend.

Länge 336 μ.

Beschreibung und Abbildung der Art sind weder für ihre Identifizierung mit einer schon benannten, noch für eine Neubenennung ausreichend.

Vorkommen: Antarktis, Victorialand, Lat. 77° S. (154, p. 604).

Macrobiotus polyopus Marc. (Fig. 280)

1928 *Macrobiotus polyopus* E. Marcus 81, p. 148, fig. 172a.

Klein; hyalin, ohne Pigment; Augenpigment vorhanden. Mundröhre 25 μ lang, mittelweit, 3 μ breit bei 300 μ langen Tieren. Stilette kräftig, etwas caudal von ihrer Mitte plötzlich gegen die Furca hin gekrümmt; Scheidenhalter kurz, nicht mehr als doppelt so lang wie die Stilettscheiden. Schlundkopf oval, 28 μ lang, 44 μ breit, dieses letzte Maß an der breitesten Stelle genommen, die caudal von der Schlundkopfmitte liegt, der Schlundkopf also annähernd birnförmig gestaltet. An Schlundkopfeinlagerungen sind Apophysen und zwei breite,

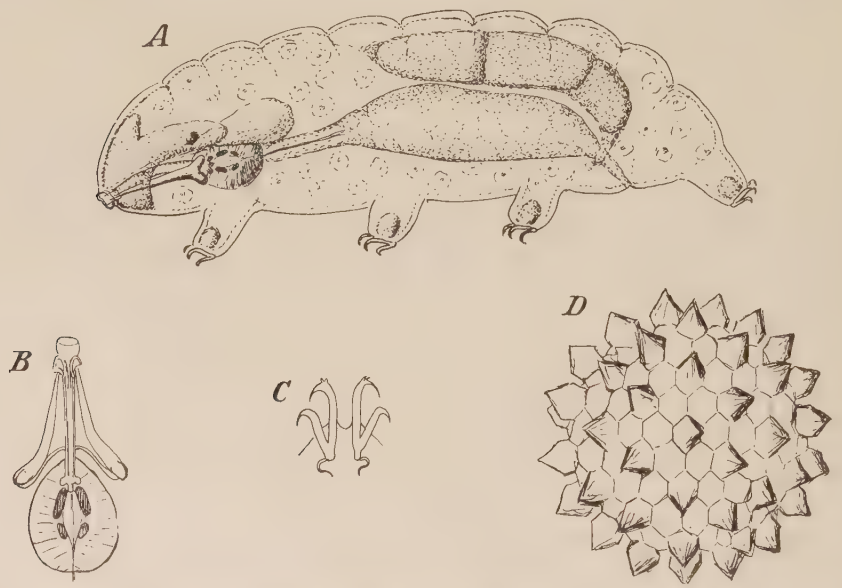


Fig. 280. *Macrobiotus polyopus*. A lateral; B Schlundkopf; C Krallen des vierten Beines, ventral; D Ei. (Nach 81.)

körnerartige Stäbe ausgebildet; der erste Stab ist doppelt so lang wie der zweite. Krallen kurz, zart; beide Krallen eines Beines gleich lang; der 8 μ lange Hauptast besitzt zwei haarförmig feine Nebenspitzen und ist nur wenig länger als der Nebenast. Haupt- und Nebenast von einer gemeinsamen Basis entspringend, nicht weit divergierend, sondern nur unter einem Winkel von etwa 30°; die gemeinsame Basis von Haupt- und Nebenast wesentlich kürzer als der Nebenast. Eier kugelig, 65 μ im Durchmesser, einschließlich der Ausschüsse, mit hexagonaler Felderung, also vom areolierten Typus, mit kantigen, breiten, distal spitz endigenden Ausschüssen, die alternierend mit Sechsecken, die von Ausschüssen frei sind, angeordnet sind.

Länge bis 300 μ.

Innerhalb der *Macrobiotus hufelandii*-Gruppe hat nur die sehr

große Art *Macrobiotus grandis* (vgl. S. 446) areolierte Eier. Diese Species hat anscheinend, das heißt, soweit die Abbildung das erkennen läßt, gerade Stilette, ferner dünne Stäbe als Schlundkopfeinlagerungen, ein Komma, und der erste Schlundkopfstab ist etwa eineinhalb mal so lang wie der zweite. Die Körpermaße, die des Buccalapparates (Weite der Mundröhre) und der Krallen sind bei *Macrobiotus grandis* auch relativ durchaus andere als bei *Macrobiotus polyopus*. *Macrobiotus polaris* (vgl. S. 410), dessen Schlundkopfeinlagerungen der Form nach denen von *M. polyopus* sehr ähnlich sind, hat drei Körner, sowie Hauptäste, die viel länger als die Nebenäste sind; auch sind die Eiausschüsse der *Macrobiotus polaris*-Eier spitze, schlanke Kegel oder Buckel. *Macrobiotus richtersii* (vgl. S. 408) hat zwar auch areolierte Eier, aber ganz andere Ausschüsse mit Papillen, ferner drei Schlundkopfstäbe und auf halber Länge des Hauptastes vereinigte Krallenäste. *Macrobiotus spec. 12* (vgl. S. 453) hat ein vollständig anders gebautes, ovales Ei; *Macrobiotus spec. 6* (siehe unten) hat schmale Leisten als Schlundkopfeinlagerungen und die für diese Art angegebenen Maße passen weder hinsichtlich des Buccalapparates noch der Krallen zu *Macrobiotus polyopus*. Der birnförmige Schlundkopf und die stark gekrümmten Stilette schließen auch eine Identität des *M. polyopus* mit *Macrobiotus spec. 5* (vgl. S. 443) aus.

Die nach dem maschig erscheinenden Bau der Eischale benannte Art ist damit deutlich gegen alle mit ihr zu verwechselnden Species abgegrenzt.

Vorkommen: In Urwaldbaummoos bei Gohor-Lama, Tandjong Poera bei Medan, Ostsumatra (81, p. 150).

Macrobiotus spec. 6 [Spec. dub. et inquir.] (Fig. 281)

1909 *Macrobiotus spec. B* F. Richters 154, p. 606, textfig. 2.
1928 *Macrobiotus spec. 6* E. Marcus 81, p. 150, fig. 173.

Das dieser Art zugrunde liegende Exemplar wurde nicht gestreckt, anscheinend ist es ziemlich groß, ohne sehr schlank zu sein. Augenpigment vorhanden; Mundröhre 48 μ lang, 6 μ weit. Schlundkopf kurz-oval, 51 μ lang, 45 μ breit, mit zwei schmalen Stäben, von denen der erste 15 μ, der zweite 7 μ lang ist. Komma fehlt. Krallenäste von ganz kurzer, gemeinsamer Basis aus getrennt verlaufend, also vom *echinogenitus*-Typus; Haupt- und Nebenast von verschiedener Länge, der erste am vierten Beinpaar 18 μ lang. Im Ovar wurde ein ovales, 112 μ langes, 80 μ breites, also sehr großes Ei beobachtet.

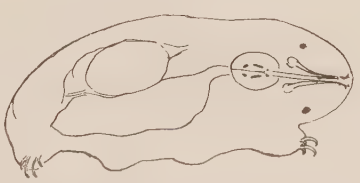


Fig. 281. *Macrobiotus spec. 6*, nach unvollkommener Mikrophotographie. (Nach 154.)

Von der Einordnung der Art gilt das bei *Macrobiotus spec. 5* Gesagte (vgl. S. 443).

Vorkommen: Antarktis, Victorialand, Lat. 77° S. (154, p. 604).

Macrobiotus grandis Richt. (Fig. 282)

1911 *Macrobiotus grandis* F. Richters 161, p. 13, tab. 1, fig. 9.
1928 *Macrobiotus grandis* E. Marcus 81, p. 150, fig. 174.

Wird sehr groß; große Augenpigmentflecken sind vorhanden, hintere Augen wie bei den meisten Species; Mundröhre sehr weit, 16 μ bei einem 960 μ langen Tier. Schlundkopf längs-oval, 108 μ lang, 69 μ breit; Schlundkopfeinlagerungen relativ dünne Stäbe, von denen der zweite etwa zwei Drittel der Länge des ersten mißt. Großes Komma vorhanden. Krallen ungefähr 30 μ lang, vom *echinogenitus*-Typus, also die Äste von kurzer gemeinsamer Basis aus divergierend, V-förmig. Eier sternförmig, also wohl mit spitzen Ausschüssen, die Eischale mit Areolation, also polygonal gefeldert.

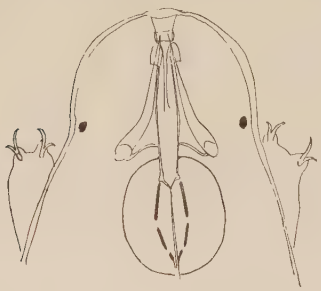


Fig. 282. *Macrobiotus grandis*. Habitus des Vorderteiles, dorsal. (Nach 161.)

Länge bis zu 960 μ; für die Speicherzellen wird der erstaunlich große Durchmesser von 25 μ angegeben (161, p. 13).

Neben dieser Art haben noch *Macrobiotus richtersii* und *M. polaris* eine gefelderte Eischale; beide Arten gehören zur *Macrobiotus intermedius*-Gruppe mit drei Schlundkopfeinlagerungen. Außerdem hat *M. richtersii* Krallen vom *hufelandii*-Typus und *M. polaris* nicht Stäbe, sondern Körner als Schlundkopfeinlagerungen. *Macrobiotus polyopus*, eine Art mit areolierter Eischale aus der *M. hufelandii*-Gruppe, ist oben gegen *M. grandis* abgegrenzt worden.

Vorkommen: Franz-Josephsland (161, p. 13).

Macrobiotus echinogenitus Richt. (Fig. 283)

1903 *Macrobiotus echinogenitus* [part.] F. Richters 136, p. 169, textfig. 1.
1904 *Macrobiotus echinogenitus* [Form b] F. Richters 140, p. 503, tab. 16, fig. 16, 24.
1911 *Macrobiotus echinogenitus* F. Richters 161, p. 11.
1928 *Macrobiotus echinogenitus* E. Marcus 81, p. 150, fig. 175.

Wird sehr groß; hyalin oder braun pigmentiert. Augenpigment vorhanden; hintere Augen. Mundöffnung von Mundlamellen umgeben. Mundröhre mäßig weit, im äußeren Durchmesser 10—15% der Schlundkopflänge messend; vor dem Eintritt in den Schlundkopf gerade verlaufend. Stilette derb, gekrümmt. Schlundkopf kurz-oval, bald mit sehr deutlichen, bald ohne Apophysen und zwei untereinander gleich langen Stäben und einem Komma (Fig. 283A). Krallen vom jugend-

lichen bis zum erwachsenen Stadium die Stufen vom *echinogenitus*- bis zum *hufelandii*-Typus allmählich durchlaufend. Nebenspitzen des Hauptastes deutlich. Lunulae an der Krallenbasis glatt oder gerieft. Eier kugelig, 65—90 μ im Durchmesser, mit zwiebelkuppelförmigen, auf ihrer Oberfläche punktierten oder mit feinen Papillen versehenen, an der Basis einander berührenden Ausschüssen (Fig. 283 E). Die Spitzen der Ausschüsse sind manchmal umgebogen (85, p. 694, tab. 4, fig. 21) (Fig. 283 F). Auch Eier, deren Ausschüsse distal gerundete Kegel sind (138, tab. 5, fig. 4) werden dieser Art zugerechnet (Fig. 283 G).

Länge bis zu 750 μ.

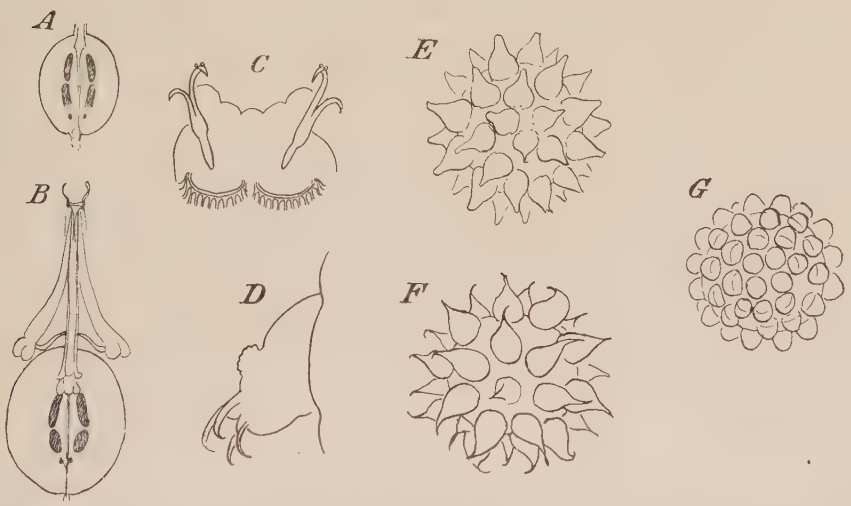


Fig. 283. *Macrobiotus echinogenitus.* A Schlundkopf mit typischen Einlagerungen; B Schlundkopf mit aberrantem, erstem langem und zweitem kurzem Schlundkopfstab; C Krallen mit geriefter (*crenulatus*) Lunula, ventral; D Bein und Krallen, lateral, auf dem Bein ein papillentragender Höcker (vgl. Text); E typisches Ei; F Ei, Ausschüsse mit umgebogenen Spitzen; G Ei, Ausschüsse als gerundete Kegel. (A nach 140; B, C, D nach 93; E, G nach 138; F nach 85.)

Über die Auflösung der alten Sammelart *Macrobiotus echinogenitus* Richt. liegen ausführliche Erörterungen vor (96, p. 167; 157, p. 7; 160, p. 286; 161, p. 11), aus denen hervorgeht, daß *Hypsibius areolatus* (vgl. S. 517) mit den für das Genus *Hypsibius* charakteristischen Krallen und gefelderter Eischale, *Macrobiotus harmsworthi* (vgl. S. 419) mit drei Schlundkopfstäben und die als *echinogenitus* zu bezeichnende Art mit zwei Schlundkopfstäben in der Erstbeschreibung vereinigt gewesen sind. Die beiden zuletzt genannten Arten sind nach den Eiern kaum zu unterscheiden (157, p. 9; 96, p. 115); vielleicht ist der Durchmesser der Eier von *M. harmsworthi* im allgemeinen etwas größer (138, p. 68); und die distalen Spitzen der Eiausschüsse bei ihm sind etwas kürzer (161, p. 12). Zur Unterscheidung des *Macrobiotus echinogenitus*

und *M. hufelandii* sind nicht, wie früher allgemein angenommen wurde (88, p. 328), die Krallenäste geeignet, da sie bei beiden Arten in der Jugend weiter getrennt, im Alter mehr verwachsen sind. Die beiden gleich langen Schlundkopfstäbe des *M. echinogenitus* (96, p. 169) sind wohl oft ein gutes Unterscheidungsmerkmal der Art gegenüber *M. hufelandii* mit seinem viel längeren ersten Stab, aber es kommen auch *M. echinogenitus*-Stücke mit völlig dem *M. hufelandii* gleichendem Schlundkopf vor (91, p. 660—661) (Fig. 283B). Als sicheres Unterscheidungsmerkmal beider Arten bleibt daher nur die Form der Eiausschüsse übrig (85, p. 690; 157, p. 8). Den ursprünglich als besondere Art beschriebenen *Macrobiotus crenulatus* Richt. (140, p. 505, tab. 15, fig. 11), dessen Lunulae im Gegensatz zu den glatten des *M. echinogenitus* gerieft sind (Fig. 283C), erklärt der Autor selber (161, p. 12) für den erwachsenen *M. echinogenitus* und berichtet zuletzt (160, p. 286), daß auch bei jungen *M. echinogenitus* die Riefelung häufig sehr deutlich, häufig aber auch nicht zu sehen ist. Da neuerdings für die Beibehaltung des *M. crenulatus* wenigstens als besondere Form des *M. echinogenitus* eingetreten wurde (116, p. 189), seien in der nachfolgenden Verbreitungsübersicht die von einigen Autoren für *M. crenulatus* gemachten Angaben gesondert aufgeführt. J. Murray's *M. crenulatus* (98, p. 94, tab. 1, fig. 2a—2c) gehört offenbar zu *M. hufelandii*. Schottische Stücke mit eigentümlichen, papillentragenden Höckern auf jedem Bein (vgl. Fig. 283D) und mit papillöser Cuticula des vierten Beinpaares sind als Ausnahmen der sonst eine glatte Cuticula aufweisenden Art zu erwähnen. Im gleichen Material (91, p. 661) fanden sich häufig abnorme, überzählige Krallen. Die Inkonsequenz, mit der selbst neuere Spezialisten bei der Benennung von Material mit drei Schlundkopfstäben, also *M. harmsworthi*-Stücken gearbeitet haben (153, p. 10; 95, p. 523), macht die Zusammenstellung der tatsächlich nur auf *M. echinogenitus* im heutigen Sinne bezüglichen Fundorte fast unmöglich. Sogenannte „Varietäten" der Art mit distalen Gabelungen der Eiausschüsse (92, p. 271) rechne ich nicht zu *M. echinogenitus*; das sind Tiere der *furciger-islandicus*-Gruppe. Als unsicher, da damals der *Macrobiotus harmsworthi* noch nicht als eigene Art erkannt war, habe ich auch Schaudinn's Fundangaben für *Macrobiotus hufelandii* (167, p. 194) in die folgende Liste für *M. echinogenitus* (140, p. 502) mit aufgenommen.

Vorkommen: Franz-Josephsland [auch für *crenulatus* (99, p. 6)] (161, p. 12); Spitzbergen [auch für *crenulatus* (140, p. 506)] (136, p. 169); Bäreninsel (160, p. 286); ? Ryk-Ys-Inseln (167, p. 194); ? Murmanküste (167, p. 194); Novaja Semlja (93, p. 673); Island (142, p. 375); ? Hammerfest (167, p. 194); Tromsö, nördl. Norwegen (160, p. 286); Schweden (17, p. 140); Finnland (102, p. 10); Faröer (177, p. 210); Shetland- und Orkneyinseln [auch für *crenulatus* (99, p. 6)] (91, p. 644); Schottland [auch für *crenulatus* (91, p. 660)], bis 1200 m (85, p. 690);

Irland [auch für *crenulatus* (99, p. 6)] (99, p. 1); England, bei Dover (140, p. 504); Niederlande (72, p. XLV); Ostpreußen (178, p. 15); Moos am Wannsee bei Berlin (Marcus det.); Rheinprovinz, auch für *crenulatus* (116, p. 189); Lahntal; Rheingau; Taunus (136, p. 170; 140, p. 503); Schwarzwald; Schweizer Jura (56, p. 33); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (120, p. 6); Alpen, bis über 4000 m (Wallis) (59, p. 716; 62, p. 10); Alpenseen (58, p. 777); Niederösterreich, bei Lunz (15, p. 280); Grotteneingang von St. Canzian bei Triest (61, p. 95); Karst (56, p. 33); Himalaja, bis 2700 m (92, p. 271); Krakatau (63, p. 60); Kanaren, Tenerifa (55, p. 716); Südafrika (96, p. 120); Australien, Blaue Berge, 700—1000 m (96, p. 137); Neuseeland, Südinsel (96, p. 115); Kanada, Ottawa (96, p. 167); Britisch Columbia (96, p. 167); Südamerika, Colombia (59, p. 715); südl. Südamerika (96, p. 120).

Macrobiotus spec. 7 [Spec. inquir.]

1908 *Macrobiotus spec.* F. Heinis 55, p. 716.
1928 *Macrobiotus spec. 7* E. Marcus 81, p. 153.

Diese kleine Art von 220 μ Länge, mit ovalem Schlundkopf, der zwei ungefähr gleich große Einlagerungen in jeder Reihe enthält, mit Krallen vom *hufelandii*-Typus gehört in die Nähe von *M. echinogenitus*. Da jedoch die zugehörigen Eier unbekannt sind, ist eine genaue Identifizierung unmöglich.

Vorkommen: Kanaren, Tenerifa (55, p. 716).

Macrobiotus coronifer Richt. (Fig. 284).

1903 *Macrobiotus coronifer* F. Richters 136, p. 171.
1904 *Macrobiotus coronifer* F. Richters 140, p. 504, tab. 15, fig. 8, 9, tab. 16, fig. 18, 26.
1928 *Macrobiotus coronifer* E. Marcus 81, p. 153, fig. 176.

Wird sehr groß; hyalin mit chromgelben (bei auffallendem Licht) und ockergelben (bei durchfallendem Licht) Speicherzellen („Blutkörper" der Autoren); große Augenpigmentflecke vorhanden. Stilette säbelförmig; Mundöffnung von Mundlamellen umgeben; Mundröhre mäßig weit, im äußeren Durchmesser 10—15% der Schlundkopflänge messend. Die eigenartigen Fortsätze an der Mundröhre und der kurze Scheidenhalter (Fig. 284F) sind bei der Gattungserörterung des Genus *Macrobiotus* bereits beschrieben worden (vgl. S. 402). Die Mundröhre verläuft vor Eintritt in den Schlundkopf gerade; Schlundkopf kurz-oval, fast kugelig, mit Apophysen und zwei kurzen Stäben, jeder eineinhalbmal so lang wie breit. Komma fehlt. Krallen beim Jungtier 21 μ, beim Erwachsenen 27 μ lang, vom *hufelandii*-Typus, also Haupt- und Nebenast bis fast zur halben Länge des Hauptastes vereinigt; der Hauptast mit zwei Nebenspitzen und sehr viel länger als der Nebenast. Lunulae an der Krallenbasis mit je 10—14 feinen Dornen. Eier als einzige frei abgelegte

Macrobioteneier (von sicheren Spezies) oval; durch die hyaline Eischale schimmert das gelbe Jungtier hindurch. Schale im größten Durchmesser 176 μ lang, mit einem Pelz in sehr spitze Borsten auslaufender Dornen, deren Oberfläche fein körnig ist (Fig. 284 E). Bei schweizerischen Stücken wurden ausschließlich kugelige, im Durchmesser 78 μ messende Eier von der für *Macrobiotus islandicus* (vgl. S. 455) angegebenen Form beobachtet (56, p. 45).

Länge bis zu 1072 μ.

Nach Heinis' Angabe (56, p. 45) findet sich die von einem Luteïn herrührende goldgelbe Farbe auch in den Cysten, die bei dieser Art

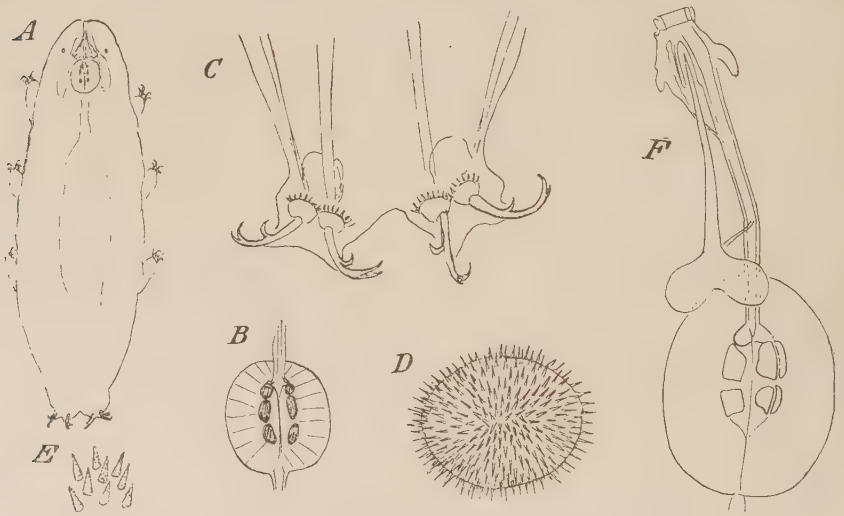


Fig. 284. *Macrobiotus coronifer*. A dorsal; B Schlundkopf; C viertes Beinpaar, ventral; D Ei; E einige der rauhen Eiausschüsse, stärker vergrößert; F Schlundkopf, lateral. (A bis E nach 140.)

wie bei anderen „Landtardigraden" ebenso vorkommen wie bei den „wasserbewohnenden" Formen. Der in der Diagnose angeführte Charakter bedornter Lunulae gilt für eine Reihe der großen Macrobioten (98, p. 93) und stellt ebensowenig wie bei *M. crenulatus* (vgl. S. 448), ein besonderes Artmerkmal dar. Rahm (116, p. 192) bezeichnet die Art als *Hypsibius*, er gibt aber keine seine Auffassung erläuternde Erklärung oder Abbildung. Mir vorliegendes Material dieser Species zeigt, daß sie zu *Macrobiotus* gehört. Wahrscheinlich ist eine der unbenannten Species, die L. Doyère erwähnt hat (29, p. 34), *Macrobiotus coronifer*.

Vorkommen: Spitzbergen (136, p. 171); nördliches Norwegen (136, p. 171); Nordschweden (17, p. 140); Shetlandinseln (98, p. 93); Rheinprovinz, Eifel (116, p. 192; 125, p. 6); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (120, p. 9); Schweizer Jura (56, p. 34); Alpen, bis 3600 m (59, p. 717; 121, p. 20); Vorarlberg, Vallüla (81, p. 154); Frankreich (125, p. 6); Südamerika, Colombia (59, p. 717).

Macrobiotus spec. 8 [Spec. dub. et inquir.]

1911 *Macrobiotus spec.* F. Richters 161, p. 16.
1928 *Macrobiotus spec. 8* E. Marcus 81, p. 154.

Mittelgroß; pigmentiert; mit enger Mundröhre (1,5 μ weit); zwei Schlundkopfstäben von je 3 μ Länge; anscheinend ohne Komma. Die Krallen ungefähr dem *hufelandii*-Typus entsprechend.

Länge 400 μ.

Muß mangels Abbildung, ausführlicher Beschreibung und Charakteristik der Eier als Species dubia et inquirenda gelten.

Vorkommen: Spitzbergen (161, p. 16).

Macrobiotus spec. 9 [Spec. inquir.] (Fig. 285)

1906 *Macrobiotus spec.* J. Murray 88, p. 329, tab. 3, fig. 10a, 10b.
1928 *Macrobiotus spec. 9* E. Marcus 81, p. 154, fig. 177.

Ziemlich groß, hyalin und glatt; Stilette gekrümmt (Stiletträger nicht gesehen, daher in Fig. 285 punktiert gezeichnet). Schlundkopf ganz kurz-oval, fast kugelig, mit zwei fast gleich langen Stäben, jeder etwa dreimal so lang wie breit. Kein Komma. Krallen vom *hufelandii*-Typus, also Haupt- und Nebenast bis zur halben Länge des Hauptastes oder sogar noch weiter vereinigt. Hauptast mit sehr kräftigen Nebenspitzen; die äußere Kralle bedeutend länger und stärker als die am gleichen Bein befindliche innere; eine bei *Macrobiotus*-Krallen vom *hufelandii*-Typus seltene Ungleichheit.

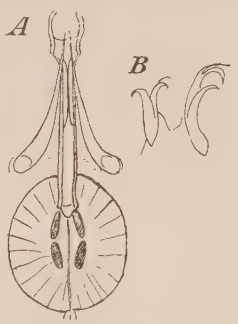


Fig. 285. *Macrobiotus spec. 9.* A Schlundkopf; B Krallen, ventral. (Nach 88.)

Länge bis 520 μ.

Die Einreihung der Art wird dadurch erschwert, daß der Autor sie einerseits als eine vielleicht zu *Macrobiotus furciger* (vgl. S. 412) gehörige Form bezeichnet, andererseits aber auf nicht identifizierte stachelige Eier hinweist, die zu der Art gehören könnten. Bei *M. furciger* kommen zwar Verwachsungen der beiden ersten Schlundkopfstäbe, also Stücke mit insgesamt nur zwei Schlundkopfeinlagerungen, vor (153, p. 7), aber in solchen Fällen ist der erste Stab viel länger als der zweite, und das Komma ist vorhanden. Außerdem unterscheiden sich bei *Macrobiotus furciger* die beiden Krallen eines Beines nicht so auffällig in ihrer Größe. Die erwähnten stacheligen Eier sind nicht abgebildet worden, so daß von einer Benennung der wahrscheinlich als besondere Species anzusprechenden *Macrobiotus spec. 9* abgesehen werden muß.

Vorkommen: Südorkneyinseln (88, p. 329).

Macrobiotus spec. 10 [Spec. inquir.] (Fig. 286)

1910 *Macrobiotus spec.* J. Murray 96, p. 142, tab. 18, fig. 33a—33c.
1928 *Macrobiotus spec. 10* E. Marcus 81, p. 155, fig. 178.

Sehr klein; Augenpigment vorhanden; Stilette kräftig gekrümmt; Mundröhre sehr weit, mit stark hervortretender Flansche am Schlundkopf endigend; Schlundkopf kurz-oval mit zwei Stäben, Komma fehlt. Der erste Schlundkopfstab etwa dreimal, der zweite etwa zweimal so lang wie breit. Krallen zart, vom *hufelandii*-Typus und zwar die beiden an Länge etwas verschiedenen Äste auf halber Länge des Hauptastes vereinigt.

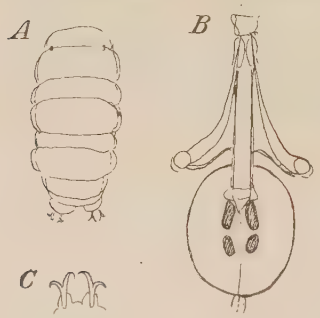


Fig. 286. *Macrobiotus spec. 10.* A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen, ventral. (Nach 96.)

Länge 120 μ.

Das eine für die Beschreibung vorliegende Jungtier, dessen zugehöriges Ei unbekannt ist, steht dem *M. hufelandii* (vgl. S. 439) nahe, unterscheidet sich aber von typischen Stücken dieser Art einmal durch den etwas anderen Bau der Schlundkopfeinlagerungen und dann durch die Flansche der Mundröhre so sehr, daß die Einordnung des Stückes bei *Macrobiotus hufelandii* nicht angängig erscheint.

Vorkommen: Australien, Queensland (96, p. 142).

Macrobiotus spec. 11 [Spec. inquir.] (Fig. 287)

1906 *Macrobiotus spec.* J. Murray 88, p. 329, tab. 3, fig. 9a, 9b.
1928 *Macrobiotus spec. 11* E. Marcus 81, p. 155, fig. 179.

Schlundkopf längs-oval, mit zwei Stäben, ohne Komma; der erste Stab ist länger als der zweite, nach dem Schlundkopflumen zu konvex gekrümmt und gegen die Mundröhre hin, an die er fast anstößt, verschmälert. Krallen vom *hufelandii*-Typus, mit weit vereinigtem Haupt- und Nebenast, Hauptast mit sehr kräftigen Nebenspitzen. Wie bei *Macrobiotus spec. 9* (vgl. S. 451), ist auch hier die äußere, hintere Kralle eines Beines länger und stärker als die innere, vordere. In Ermangelung der Eier und einer Abbildung des ganzen Tieres kann diese durch Krallen und Schlundkopfcharaktere zweifellos als selbständig erwiesene Art (vgl. auch die Erörterung von *Macrobiotus anderssoni*, S. 453—454) nicht benannt werden.

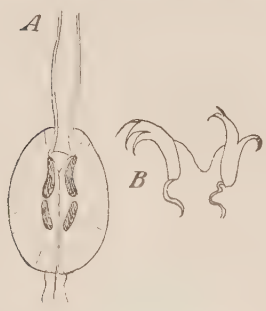


Fig. 287. *Macrobiotus spec. 11.* A dorsal; B Krallen, ventral. (Nach 88.)

Vorkommen: Südorkneyinseln (88, p. 329).

Macrobiotus spec. 12 [Spec. inquir.] (Fig. 288)

1910 *Macrobiotus spec.* J. Murray 96, p. 156, tab. 19, fig. 41a, 41b.
1928 *Macrobiotus spec. 12* E. Marcus 81, p. 155, fig. 180.

Stilette schlank, etwa in der Mitte auswärts gebogen; Mundröhre von mittlerer Weite; Schlundkopf kurz-oval, mit zwei Stäben, deren erster doppelt so lang wie der zweite ist; Komma fehlt. Krallen konnten nicht untersucht werden. Eier frei abgelegt, 90 μ lang, 65 μ breit, einschließlich der Ausschüsse; diese von der Form umgekehrter Eierbecher, wie bei *Macrobiotus hufelandii*, ihre distale Endscheibe manchmal kronenartig verzweigt.

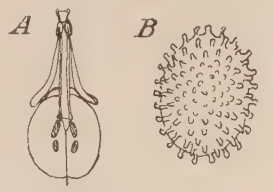


Fig. 288. *Macrobiotus spec. 12.* A Schlundkopf; B Ei. (Nach 96.)

Das der Beschreibung zugrunde liegende, aus dem Ei gedrückte Jungtier kann, bevor das Vorkommen elliptischer Eier bei *Macrobiotus hufelandii* nicht festgestellt worden ist, nicht zu dieser letzten Species gestellt werden. Die zackige Endscheibe der Eiausschüsse würde eine solche Vereinigung nicht hindern, da sie ja bei *M. hufelandii* gleichfalls vorkommt (150, p. 208). Ein von F. Heinis aus Südmexiko beschriebenes, hier unter ? *Macrobiotus spec. 30* aufgeführtes Ei (vgl. S. 462) gehört wahrscheinlich hierher.

Vorkommen: Sandwichinseln, Oahu (96, p. 156).

Macrobiotus anderssoni Richt. (Fig. 289)

1908 *Macrobiotus anderssoni* F. Richters 153, p. 7, tab. 1, fig. 7.
1928 *Macrobiotus anderssoni* E. Marcus 81, p. 156, fig. 181.

Hyalin; Augenpigment fehlt, Stilette mäßig gekrümmt; Mundröhre 54 μ lang, 7 μ weit, also relativ kurz und weit. Schlundkopf oval, mit zwei Stäben und einem Komma; der erste Stab 15 μ lang, gekrümmt und rostralwärts zugespitzt, der zweite 11 μ; das Komma 4 μ lang, also sehr große Einlagerungen. Krallen 13 μ lang, vom *hufelandii*-Typus, also mit weit vereinigtem Haupt- und Nebenast; der Hauptast mit ziemlich kräftigen Nebenspitzen. Eier kugelig, 81 μ im Durchmesser, die Ausschüsse 18 μ lang, zu etwa 15 in einer Ebene des Umkreises angeordnet. Die Basis eines jeden Ausschusses von einem Perlenkranz umgeben, wie bei *Macrobiotus hufelandii* (vgl. S. 440); distal sind die Ausschüsse, wie bei *Macrobiotus furciger* (vgl. S. 412) dichotomisch in zwei und vier, oder auch in drei und mehr Spitzen aufgelöst.

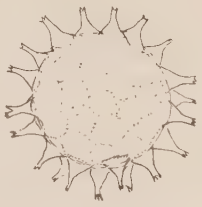


Fig. 289. *Macrobiotus anderssoni*, Ei. (Nach 153.)

Länge nicht angegeben, aber aus den übrigen angeführten Maßen als „groß“ zu erkennen.

Da auch *Macrobiotus furciger* mit verschmolzenem erstem und zweitem Schlundkopfstab vorkommt, und das Vorhandensein oder Fehlen von Augenpigment kein artcharakteristisches Merkmal darstellt, so erscheint die Selbständigkeit der Art als sehr fraglich. Leider hat der Autor nur das Ei abgebildet, sodaß man nicht erkennen kann, ob etwa der nach der Mundröhre zu verjüngte Schlundkopfstab, der als „gekrümmt" bezeichnet wird, diese Krümmung konvex nach dem Schlundkopflumen zu besitzt wie *Macrobiotus spec. 11* (vgl. S. 452); freilich ist zu vermuten, daß eine so auffallende Bildung erwähnt worden wäre.

Vorkommen: Feuerland (153, p. 7).

Macrobiotus islandicus Richt. (Fig. 290)

1904 *Macrobiotus islandicus* F. Richters 142, p. 376, fig. 2.
1928 *Macrobiotus islandicus* E. Marcus 81, p. 156, fig. 182.

Ziemlich groß; mit bräunlichgelben Speicherzellen; Augenpigment vorhanden oder fehlend; Stilette stark gekrümmt; Schlundkopf länglich-oval mit Apophysen und zwei Stäben, deren erster um ein Drittel

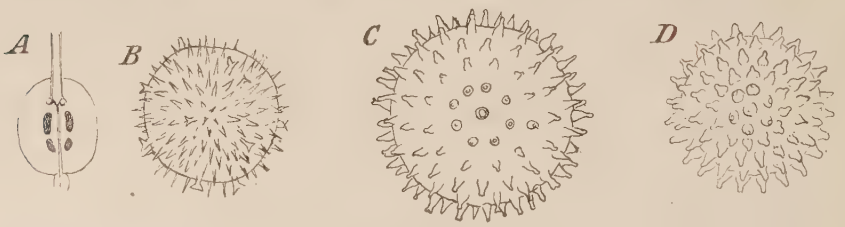


Fig. 290. *Macrobiotus islandicus*. A Schlundkopf; B typisches Ei; C, D aberrante Eier von Spitzbergen (vgl. Text). (A und B nach 142; C und D nach 93.)

länger als der zweite ist. Krallen vom *hufelandii*-Typus, also Haupt- und Nebenast auf weiter Strecke vereinigt. Eier gelb, kugelig, 100 μ im Durchmesser, ausschließlich der Ausschüsse; diese sind weit voneinander entfernt stehende Stacheln mit rauher Oberfläche (Fig. 290 B). Mehrere dieser nicht sehr spitzen Stacheln tragen distal zwei bis drei, einige wenige auch bis zu sechs Zinken.

Länge bis zu etwa 500 μ.

Die angegebene licht-indigoblaue Färbung der Magenwandzellen ist kein Artcharakter, sondern kommt auch bei anderen Formen vor, so bei *Hypsibius arcticus*, *H. evelinae* und *H. dujardini*, von dem Stücke auf Grund dieses Merkmals (85, p. 690, tab. 3, fig. 12a—c) irrtümlich als *Macrobiotus islandicus* beschrieben wurden (93, p. 675; 98, p. 90). Auch die in einem niederösterreichischen Bach, namentlich in *Cinclidotus fontinaloides* gefundene Species mit indigoblauem Magen (15, p. 280) dürfte eher *Hypsibius dujardini* als *Macrobiotus islandicus* sein. Die Eier von Spitzbergen (93, p. 678, tab. 1, fig. 2 und 3)

(Fig. 290C, D) können nur als sehr fraglich zu *M. islandicus* gestellt werden. Auffallend ist es, daß bei schweizerischen *Macrobiotus coronifer* (vgl. S. 450) Eier vorkommen, die denen von *M. islandicus* gleichen (56, p. 45); es fällt damit der einzige wesentliche Unterschied zwischen beiden Arten fort; sie einander synonym zu setzen, scheint mir indessen noch verfrüht zu sein. Ein im folgenden erwähntes Ei (vgl. ? *Macrobiotus spec. 23*; S. 460) von Neuseeland hat nach Angabe des Autors (150, p. 208) dem *Macrobiotus islandicus* ähnliche Ausschüsse.

Vorkommen: ? Spitzbergen (93, p. 678 — sehr abweichende Eier, Fig. 290C, D); Island (142, p. 376); Faröer (177, p. 211); Mittelschweden (17, p. 141); Schweizer Alpen, bis 3534 m (62, p. 6).

Macrobiotus annae Richt. (Fig. 291)

1908 *Macrobiotus annae* F. Richters 152, p. 25, tab. 2, fig. 10, 11.
1928 *Macrobiotus annae* E. Marcus 81, p. 157, fig. 183.

Höchstens mittelgroß; hyalin, glatt; Augenpigment vorhanden. Stilette wenig gekrümmt, Mundröhre ziemlich eng, 3 μ weit. Schlundkopf kugelig, mit Apophysen und zwei Stäben, deren vorderer 4—5 μ und etwas länger als der folgende ist. Komma fehlt. Krallen vom *hufelandii*-Typus, die Äste also auf weiter Strecke vereinigt. Eier kugelig, 108 μ im Durchmesser; die Ausschüsse sind feine, dichtstehende Dornen, die, scharf abgesetzt, auf konischen, geriefelten Sockeln stehen.

Fig. 291. *Macrobiotus annae*. A Habitus; B Ei; beide nach unvollkommenen Mikrophotographien. (Nach 152.)

Länge bis zu 368 μ.

Von den in der Originaldiagnose angegebenen drei Einlagerungen ist das erste „kleine Körnchen", auch nach der Abbildung zu urteilen, zweifellos die Apophyse, weshalb die Art bei den Macrobioten mit zwei Schlundkopfeinlagerungen, ausschließlich Apophysen und Komma, eingeordnet wurde. Die Selbständigkeit der Species erscheint durch das mit keiner anderen *Macrobiotus*-Art zu verwechselnde Ei trotz der unzulänglichen Diagnose und Abbildung des Tieres hinlänglich gesichert.

Vorkommen: Sumatra (152, p. 25).

Macrobiotus spec. incertae sedis

Macrobiotus eminens Ehrbg. [Spec. dub. et inquir.] (Fig. 292)

1859 *Macrobiotus eminens* C. G. Ehrenberg 38, p. 452, 455, tab. 2, fig. 1A—E.
1928 *Macrobiotus eminens* E. Marcus 81, p. 158, fig. 184.

Diese 363—726 μ ($^1/_6$—$^1/_3$ lin.) lange Form lag dem Autor nur im Simplexstadium vor, weshalb der ovale Schlundkopf keine Einlage-

rungen zeigt. Die Krallen gehören, nach Ehrenberg's Figuren C und D zu urteilen, dem *hufelandii*-Typus an, Haupt- und Nebenast sind also eine Strecke weit verwachsen; seine Figur B zeigt das nicht deutlich. Die dicht beieinander stehenden Ausschüsse der kugeligen, frei abgelegten Eier ähneln kurzhalsigen Kochflaschen, also etwa den Ausschüssen der vielleicht eine eigene Species darstellenden Form von *Macrobiotus hufelandioides* mit zwei Schlundkopfeinlagerungen (100, p. 139; vgl. S. 418—419).

Die Einordnung der Art bei der Gattung *Macrobiotus* gründet sich auf den Bau der Krallen; da diese jedoch nicht ganz eindeutig

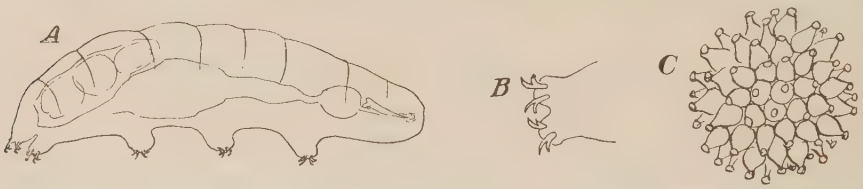


Fig. 292. *Macrobiotus eminens*. A lateral; B viertes Beinpaar, ventral; C Ei. (Nach 38.)

dargestellt sind, bleibt die Genuszugehörigkeit noch etwas unsicher. Auch die Identität der Art mit *M. hufelandii* (184, p. 245) scheint mir nicht sicher erweisbar zu sein (vgl. S. 441).

Vorkommen: Himalaja, 6600 m (38, p. 452).

Macrobiotus spec. 13 [Spec. inquir.]

1910 *Macrobiotus spec.* J. Murray 96, p. 173.
1928 *Macrobiotus spec. 13* E. Marcus 81, p. 158.

Krallen vom *echinogenitus*-Typ, also Haupt- und Nebenast nur basal vereinigt, von der Basis aus V-förmig divergierend. Beide Äste einer Kralle und beide Krallen eines Beines gleich groß. Länge nach einer abgeworfenen Haut zu urteilen, etwa 200 μ. Vier glatte, in die Cuticula abgelegte ovale Eier, ungefähr 60 μ lang, 45 μ breit.

Die Einordnung der Art bei der Gattung *Macrobiotus* wurde hier auf Grund der Beschreibung der Krallen vorgenommen; eine genauere Identifizierung der Species ist jedoch ohne Kenntnis der Schlundkopfeinlagerungen nicht möglich.

Vorkommen: Kanada, ohne nähere Angabe (96, p. 173).

? Macrobiotus-spec. incertae sedis

Von den folgenden Species sind nur die Eier bekannt. Da bei *Macrobiotus* wie *Hypsibius* einzeln abgelegte Eier mit Ausschüssen vorkommen, ist die generische Einordnung dieser Species unsicher. Da aber solche Eier bei *Macrobiotus* die Regel, bei *Hypsibius* die

Ausnahmen sind, wurden alle Eier mit der obenstehenden Bezeichnungsweise aufgeführt.[1])

? *Macrobiotus spec. 14* (Fig. 293)

1910 *Macrobiotus spec.* J. Murray 96, p. 175, tab. 21, fig. 57.
1928 *? Macrobiotus spec. 14* E. Marcus 81, p. 159, fig. 185.

Ein großes Ei von 105 μ Durchmesser einschließlich der Ausschüsse. Diese sind als niedrige, distal gerundete, ganz dicht nebeneinander stehende Kegel ausgebildet, die auf ihrer gesamten Oberfläche Papillen tragen.

Fig. 293. *? Macrobiotus spec. 14*, Ei. (Nach 96.)

Das von F. Richters beschriebene Ei (vgl. *? Macrobiotus spec. 28*, S. 461) ähnelt dem von *? Macrobiotus spec. 14* mit dem Unterschied, daß hier bei J. Murray's Ei die Ausschüsse stumpf sind, die bei F. Richters' Form Spitzen tragen. Verhältnismäßig ähnlich der *? Macrobiotus spec. 14* sieht auch das Ei von *? Macrobiotus spec. 24* (vgl. S. 460) aus.

Vorkommen: Kanada, ohne nähere Angabe (96, p. 175).

? *Macrobiotus spec. 15* (Fig. 294)

1910 *Macrobiotus spec.* J. Murray 96, p. 175, tab. 21, fig. 56.
1928 *? Macrobiotus spec. 15* E. Marcus 81, p. 159, fig. 186.

Ein großes Ei, im Durchmesser 100 μ einschließlich, 80 μ ohne Ausschüsse. Diese gleichen schmalen, konischen, distal gerundeten Pflöcken, deren Abstände voneinander ungefähr so groß sind wie der Durchmesser der Pflöcke an ihrer Basis. Am nächsten kommt das Ei dem unter *? Macrobiotus spec. 20* aufgeführten, während die als fraglich zu *Macrobiotus islandicus* (vgl. S. 454—455) gestellten (93, tab. 1, fig. 2, 3) nur eine entfernte Ähnlichkeit aufweisen.

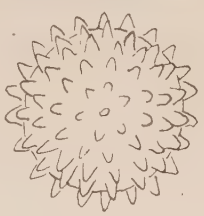


Fig. 294. *? Macrobiotus spec. 15*, Ei. (Nach 96.)

Vorkommen: Kanada, ohne nähere Angabe (96, p. 175); ? Krakatau (64, p. 237).

? *Macrobiotus spec. 16* (Fig. 295)

1910 *Macrobiotus spec.* J. Murray 96, p. 175, tab. 21, fig. 59.
1928 *? Macrobiotus spec. 16* E. Marcus 81, p. 159, fig. 187.

Ein ziemlich kleines Ei, 80 μ im Durchmesser einschließlich, 68 μ ohne die Ausschüsse. Diese sind spitze, kleine Kegel, deren Abstand

[1]) In überflutetem Ufermoos gefundene, einzeln abgelegte Eier mit Ausschüssen dürfen nicht ohne weiteres als Tardigradeneier angesprochen werden, da Gastrotricheneier denen mancher Tardigraden (z. B. *Macrobiotus spec. 12, 30*) ähnlich sind. In zweifelhaften Fällen versuche man, unter dem Deckglas den Embryo herauszudrücken.

voneinander kleiner ist als der Durchmesser der Ausschüsse an der Basis. Die Eioberfläche zwischen den Ausschüssen trägt regelmäßige, hellleuchtende Punkte.

Fig. 295. *? Macrobiotus spec. 16*, Ei. (Nach 96.)

Ohne das zugehörige Tier ist das Ei nicht zu identifizieren. *Macrobiotus dispar* besitzt ein solches, allerdings wesentlich größeres Ei. *Macrobiotus pullari* ein gleiches, auch etwas größeres Ei. Das Ei von *Macrobiotus ascensionensis* ist erheblich kleiner, und seine Ausschüsse stehen dichter beieinander.

Vorkommen: Kanada, ohne nähere Angabe (96, p. 175).

? Macrobiotus spec. 17 (Fig. 296)

1905 *Macrobiotus spec.* J. Murray 85, p. 694, tab. 4, fig. 19.
1928 *? Macrobiotus spec. 17* E. Marcus 81, p. 160, fig. 188.

Ein kugeliges Ei mit konischen, spitzen, untereinander mit Abständen angeordneten Ausschüssen, das zu *Macrobiotus pullari* oder *M. dispar* gehören könnte.

Vorkommen: Schottland (85, p. 694).

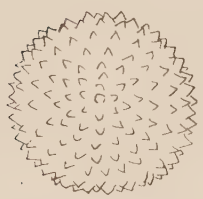


Fig. 296. *? Macrobiotus spec. 17*, Ei. (Nach 85.)

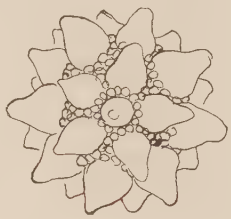


Fig. 297. *? Macrobiotus spec. 18*, Ei. (Nach 85.)

Fig. 298. *? Macrobiotus spec. 19*, Ei. (Nach 85.)

? Macrobiotus spec. 18 (Fig. 297)

1905 *Macrobiotus spec.* J. Murray 85, p. 694, tab. 4, fig. 20.
1928 *? Macrobiotus spec. 18* E. Marcus 81, p. 160, fig. 189.

Ein Ei mit kegelstumpfförmigen Ausschüssen, vom Autor mit einem bei Dover gefundenen Ei von *Macrobiotus echinogenitus* (138, tab. 5, fig. 4; vgl. Fig. 283E) verglichen. Mir scheint das vorliegende Ei zu *Hypsibius areolatus* (J. Murr.) (vgl. S. 518) zu gehören.

Vorkommen: Schottland (85, p. 694).

? Macrobiotus spec. 19 (Fig. 298)

1905 *Macrobiotus spec.* J. Murray 85, p. 694, tab. 4, fig. 22.
1928 *? Macrobiotus spec. 19* E. Marcus 81, p. 160, fig. 190.

Ein eigentümliches Ei mit basal dicht beieinander stehenden, kegelförmigen Ausschüssen.

Vorkommen: Schottland (85, p. 694).

? *Macrobiotus spec. 20* (Fig. 299)

1906 *Macrobiotus spec.* J. Murray 88, p. 328, tab. 4, fig. 14a, 14b.
1928 *? Macrobiotus spec. 20* E. Marcus 81, p. 160, fig. 191.

Ein großes Ei, im Durchmesser 120 μ einschließlich, 102 μ ohne die Ausschüsse, diese sind kegelförmig, distal gerundet und stehen in weiten Abständen voneinander. Das Ei ist, wie der Autor bereits vermutete, nicht dem *Macrobiotus echinogenitus* zuzurechnen (157, p. 8), es ähnelt dem oben unter ? *Macrobiotus spec. 15* erwähnten, ist aber ebensowenig wie dieses mit Sicherheit einer bekannten Species zuzuzählen.

Fig. 299. ? *Macrobiotus spec. 20,* Ei. (Nach 88.)

Vorkommen: Südorkneyinseln (88, p. 328).

? *Macrobiotus spec. 21* (Fig. 300)

1906 *Macrobiotus spec.* J. Murray 88, p. 328, tab. 4, fig. 15a—15c.
1928 *? Macrobiotus spec. 21* E. Marcus 81, p. 160, fig. 192.

Ein Ei, im Durchmesser 95 μ einschließlich, 80 μ ohne die Ausschüsse. Diese sind halbkugelig an der Basis und endigen mit zwei von gemeinsamer Ursprungsstelle aus divergierenden, ovalen, blätterartigen Fortsätzen. Ob dieses Ei noch innerhalb der Variationsbreite des Eies von *Macrobiotus granulatus* Richt. (vgl. S. 405) oder *M. furciger* J. Murr. (vgl. S. 412) liegt, ist nicht zu entscheiden.

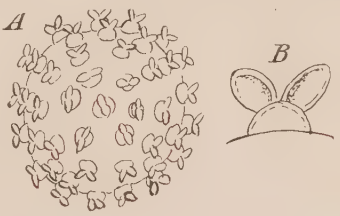


Fig. 300. ? *Macrobiotus spec. 21.* A Ei; B Eiausschuß. (Nach 88.)

Vorkommen: Südorkneyinseln (88, p. 328).

? *Macrobiotus spec. 22* (Fig. 301)

1906 *Macrobiotus spec.* J. Murray 88, p. 329, tab. 4, fig. 16.
1928 *? Macrobiotus spec. 22* E. Marcus 81, p. 160, fig. 193.

Dieses Ei stellt höchst wahrscheinlich nur eine Form des vorigen dar; es unterscheidet sich von ihm nur dadurch, daß die blätterartigen Fortsätze der Ausschüsse an ihrer gemeinsamen Ursprungsstelle miteinander verschmolzen sind, daß sie an ihrem freien Ende breit gerundet, statt spitz sind, und daß die halbkugelige Basis der Ausschüsse im Verhältnis viel größer ist.

Fig. 301. ? *Macrobiotus spec. 22,* Eiausschuß. (Nach 88.)

Vorkommen: Südorkneyinseln (88, p. 329).

? Macrobiotus spec. 23 (Fig. 302)

1908 *Macrobiotus spec.* F. Richters 150, p. 208, tab. 17, fig. 11.
1928 *? Macrobiotus spec. 23* E. Marcus 81, p. 161, fig. 194.

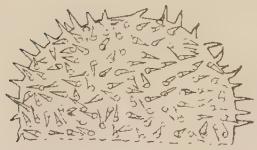


Fig. 302. *? Macrobiotus spec. 23*, Eifragment, nach Mikrophotographie. (Nach 150.)

Ein sehr großes, kugeliges Ei von 120 μ Durchmesser, mit ziemlich weit voneinander entfernt stehenden, an ihrer Oberfläche fein granulierten Dornen. Die Ausschüsse des Eies ähneln nach Angabe des Autors denen bei *Macrobiotus islandicus* (vgl. S. 454), dessen Eier allerdings viel kleiner sind.

Vorkommen: Bare-Insel, Lat. 39° 56′ S., östlich von Nordneuseeland (150, p. 208).

? Macrobiotus spec. 24 (Fig. 303)

1908 *Macrobiotus spec.* F. Richters 150, p. 208, tab. 17, fig. 9.
1928 *? Macrobiotus spec. 24* E. Marcus 81, p. 160, fig. 195.

Fig. 303. *? Macrobiotus spec. 24*, Ei, nach Mikrophotographie. (Nach 150.)

Zwei Eier von je 75 μ Durchmesser, Ausschüsse konisch, distal spitz endigend, mit netzförmiger Zeichnung auf ihrer Oberfläche. Diese Eier zeigen eine gewisse Ähnlichkeit zu den unter *? Macrobiotus spec. 14* (vgl. S. 457) erörterten.

Vorkommen: Bare-Insel, Lat. 39° 56′ S., östlich von Nordneuseeland (150, p. 208).

? Macrobiotus spec. 25 (Fig. 304)

1908 *Macrobiotus spec.* F. Richters 153, p. 10, tab. 1, fig. 10 [im Text steht irrtümlich fig. 11].
1928 *? Macrobiotus spec. 25* E. Marcus 81, p. 161, fig. 196.

Ein Ei von etwa 110 μ Durchmesser, mit 3—4 μ hohen, halbkugeligen Ausschüssen, die distal eine abgeflachte, leicht vertiefte Scheibe tragen.

Fig. 304. *? Macrobiotus spec. 25*, Ei. (Nach 153.)

Die Ausschüsse berühren einander basal nicht, die Eioberfläche ist glatt. Dieses sehr eigenartige Ei gehört höchstwahrscheinlich einer noch unbekannten, neuen Species an. Das in der gleichen Arbeit abgebildete Ei (153, tab. 1, fig. 11) halte ich mit dem Autor (153, p. 13) nicht für das eines Tardigraden.

Vorkommen: Westantarktis, Grahamsland, Boeckellasee (153, p. 10).

? Macrobiotus spec. 26 (Fig. 305)

1908 [07] *Macrobiotus spec.* F. Richters 149, p. 296, tab. 20, fig. 5.
1928 *? Macrobiotus spec. 26* E. Marcus 81, p. 162, fig. 197.

Ein Ei mit 30 μ langen Ausschüssen von *hufelandii*-artigem Typus; die distal konvexe Platte der Ausschüsse anscheinend mit basalwärts

gerichteten Randdornen versehen. Vielleicht ist dies das Ei von *Macrobiotus vanhoeffeni* (vgl. S. 415).

Vorkommen: Kerguelen (149, p. 295).

Fig. 305. *? Macrobiotus spec. 26*, Ei, nach unvollkommener Mikrophotographie. (Nach 149.)

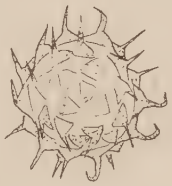


Fig. 306. *? Macrobiotus spec. 27*, Ei, nach Mikrophotographie. (Nach 149.)

? Macrobiotus spec. 27 (Fig. 306)

1908 [07] *Macrobiotus spec.* F. Richters 149, p. 296, tab. 20, fig. 6.
1928 *? Macrobiotus spec. 27* E. Marcus 81, p. 162, fig. 198.

Ein sternförmiges Ei, von dem oben (vgl. *? Macrobiotus spec. 14*) gesprochen worden ist. Nach der Mikrophotographie zu urteilen, ist die Oberfläche der Eischale granuliert. Mehr als dem Ei von *Macrobiotus echinogenitus*, gemeint ist bei Richters hier *Macrobiotus harmsworthi* (vgl. S. 419), scheint mir dieses Ei dem von *Macrobiotus annae* (vgl. S. 455) ähnlich zu sein.

Vorkommen: Kerguelen (149, p. 295).

? Macrobiotus spec. 28 (Fig. 307)

1908 [07] *Macrobiotus spec.* F. Richters 149, p. 296, tab. 20, fig. 7.
1928 *? Macrobiotus spec. 28* E. Marcus 81, p. 162, fig. 199.

Auch dieses Ei bezeichnet der Autor als „sternförmig"; seine Ausschüsse sind granuliert. Das Ei ähnelt dem von *? Macrobiotus spec. 14* und *? Macrobiotus spec. 24*. Dem von *Macrobiotus harmsworthi* (vgl. S. 419) ähnelt es entfernt; mehr allerdings als das von *? Macrobiotus spec. 27*.

Vorkommen: Kerguelen (149, p. 296).

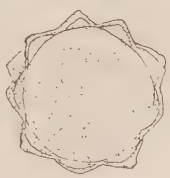


Fig. 307. *? Macrobiotus spec. 28*, Ei, nach Mikrophotographie. (Nach 149.)

? Macrobiotus spec. 29 (Fig. 308)

1914 *Macrobiotus spec.* F. Heinis 59, p. 718, fig. 42.
1928 *? Macrobiotus spec. 29* E. Marcus 81, p. 162, fig. 200.

Ein kleines Ei von 58 μ Durchmesser; die als kegelförmige, spitze Dornen ausgebildeten Ausschüsse stehen in weiten Abständen. Eine Identifizierung des Eies mit dem einer bekannten Art ist nicht möglich.

Vorkommen: Südamerika, Colombia (59, p. 718).

Fig. 308. *? Macrobiotus spec. 29*, Ei. (Nach 59.)

? Macrobiotus spec. 30 (Fig. 309)

1911 *Macrobiotus spec.* F. Heinis 57, p. 264, textfig. 3.
1928 *? Macrobiotus spec. 30* E. Marcus 81, p. 162, fig. 201.

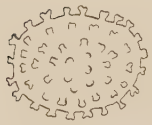


Fig. 309. *? Macrobiotus spec. 30*, Ei. (Nach 57.)

Ein elliptisches Ei, 106 μ im großen, 80 μ im kleinen Durchmesser; die Ausschüsse von *hufelandii*-artigem Typus. Dieses Ei dürfte mit dem allerdings etwas kleineren Ei der *Macrobiotus spec. 12* (vgl. S. 453) identisch sein.

Vorkommen: Südmexiko (57, p. 264).

2. Genus. ***Hypsibius*** (C. G. Ehrenberg 1848) Thulin 1911, 1928 char. emend.

Cuticula weich, ohne dorsale Panzerung; Kopf ohne Sinnesanhänge. Schlundkopf, mit Ausnahme der in Häutung befindlichen sogenannten „Simplexstadien" (vgl. S. 171), mit cuticularen Einlagerungen. Jedes Bein mit zwei doppelhakigen, meist verschieden großen Krallen, deren beide Hauptäste innen und rostralwärts von den zugehörigen, caudal und außenstehenden Nebenästen angeordnet sind.

Körper schlank, aber das Verhältnis zwischen Länge und Breite sehr variabel; Extreme stellen *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *verrucosus* (Richt.) mit 3,2 : 1 und mehrere *Hypsibius* (*Diphascon*)-spec. mit 5,5 : 1 dar. Neben der häufiger vorkommenden, glatten Cuticula finden sich auch zahlreiche Species, namentlich in den Untergattungen *Calohypsibius* und *Isohypsibius*, mit skulpturierter Cuticula. Augenpigment bei manchen Arten vorhanden, bei anderen nicht, manche hinsichtlich dieses Charakters variabel. Augen, soweit das aus den teilweise nach gequetschten Präparaten gezeichneten Abbildungen zu beurteilen ist, als hintere Augen ausgebildet, also etwa in der Mitte der äußeren Gehirnlappen, dorsal von der Ursprungsstelle der lateralen Schlundkopfkonnektive und caudal von der durch Muskelinsertionen bedingten Einschnürung des Kopfes sitzend. Durch die mehr subventrale als terminal-rostrale Lage der Mundöffnung kommt ein habitueller Unterschied gegenüber *Macrobiotus* zustande; es gibt jedoch Hypsibien, die an Macrobioten erinnern, so *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *prosostomus* (vgl. S. 483) und Macrobioten, die ähnlich wie Hypsibien aussehen, so *Macrobiotus intermedius* (vgl. S. 416). Mundlamellen, wie sie die Mundöffnung vieler *Macrobiotus*-Arten umstellen, sind für *Hypsibius*-Arten bisher nur selten beschrieben oder abgebildet worden, kommen indessen auch hier vor, wie die entsprechenden Abbildungen des *H.* (*Isohypsibius*) *augusti* (Fig. 333B) und des *Hypsibius areolatus* zeigen (Fig. 352B). Die Zugehörigkeit dieser letzten Art zur Gattung *Hypsibius* (183, p. 27) wird freilich neuerdings (184, p. 245) bestritten (vgl. S. 518). Die Wand der Mundhöhle besteht, wie bei den

Macrobioten, aus mehreren fernrohrartig ineinander geschobenen Ringen, wie das die Abbildungen von *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *schaudinni* (Fig. 325B) und *Hypsibius* (s. str.) *evelinae* (Fig. 350B) zeigen. Die Wand der Mundhöhle wird neuerdings mehrfach auch kurz als Mundring bezeichnet (184, p. 255—257); die Mundhöhle selbst ist meist ziemlich wenig geräumig. Die Mundröhre ist im allgemeinen eng und verläuft meist im rostralen Teil bis hinter die Ansatzstellen der Stilettträger gerade (vgl. Fig. 41B, S. 71). Die Stilettscheiden sitzen meist, aber nicht immer, genau lateral an der Mundröhre.

Auf Höhe der Stilettscheiden ist die Mundröhre dorsal und ventral mit paarigen Vorsprüngen versehen (Fig. 41B, *mv*), von denen die Stilettprotractoren entspringen. Diese Vorsprünge sind bald hakenförmig, so bei dem Subgenus *Hypsibius* (s. str.), bald „crista"-förmig (184, p. 239) so bei einer Reihe von Arten der Untergattung *Isohypsibius*. Dieser „Crista"-Typus, den Thulin leider noch nicht mit gleicher Ausführlichkeit wie den hakenförmigen, sondern nur bei Gelegenheit einiger Neubeschreibungen abgebildet hat (vgl. die Fig. 316B, 318B, 330B), kann in der Ventral- oder Dorsalaufsicht besonders leicht einen Scheidenhalter vortäuschen. Die schon an der Insertionsweise der Stilettprotractoren, der Lage der Stilettscheiden und der dorsalwärts gerichteten Konvexität des Mundröhrenanfangs erkennbaren Unterschiede zwischen Scheidenhalter und leisten- oder cristaförmigen Muskelansatzvorsprüngen sollen hier zunächst nicht verwischt werden, aber nur die Lateralansicht des Buccalapparates läßt eine sichere Entscheidung zu, ob ein ventraler Scheidenhalter oder leistenförmige, dorsale wie ventrale Muskalansatzvorsprünge die Mundröhre begleiten. Nach Thulin's Meinung, die freilich im folgenden berichtigt werden muß, fehlt bei allen Hypsibien ein Scheidenhalter, nach ihm wären demnach die in meinen Figuren 321B, 328B, 329B, 333C erkennbaren, wie kurze ventrale Scheidenhalter aussehenden Bildungen dorsale und ventrale leistenförmige Muskelansatzvorsprünge. Diese Deutung ist auch für den in Fig. 321C dargestellten *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *nodosus*, den Thulin und ich nachuntersucht haben, vollständig, für die übrigen Arten mit weitestgehender Wahrscheinlichkeit sicherzustellen, da sie die einzigen Hypsibien aus der älteren Literatur sind, bei denen scheidenhalterähnliche Bildungen gezeichnet worden sind, und nach dem Krallenbau in dasjenige Subgenus gehören, bei dem G. Thulin in den ihm vorliegenden Arten den cristaförmigen Typus der Muskelansatzvorsprünge gefunden hat. Trotzdem möchte ich die schon früher von mir nur eingeschränkt anerkannte Bedeutung des Scheidenhalters als eines die Genera *Macrobiotus* und *Hypsibius* trennenden Merkmales (81, p. 116) auch jetzt nicht zu deutlich betonen, und ich habe nicht nur, weil diese Verhältnisse so schwer erkennbar und noch nicht für alle beschriebenen Arten untersucht sind, von einer

Aufnahme dieses Unterschiedes in die Genusdiagnosen abgesehen. Der Grund für diese Stellungnahme liegt nicht darin, daß *Hypsibius hastatus* mit einer kurzen, scheidenhalterähnlichen ventralen Verbindung der Stilettscheiden abgebildet worden ist (vgl. Fig. 344 A), denn diese Species ist bezüglich dieses Merkmals noch nicht nachuntersucht worden, sondern ich stütze mich auf die Bauverhältnisse des Mundröhrenanfangs bei *Hypsibius* (s. str.) *evelinae* (Fig. 350 D). Diese Art gehört nach dem Bau ihrer Krallen zum Subgenus *Hypsibius* (s. str.), bei dem hakenförmige Muskelansatzvorsprünge ausgebildet sein sollen. Aber nicht nur diese fehlen, sondern auch die leistenförmigen Vorsprünge und damit die bei *Hypsibius* überhaupt bekannten Typen des Mundröhrenanfangs. Von einer kleinen dorsalen Verstärkung der Mundröhrenwand abgesehen, erinnert in der dorsalen Partie des Mundröhrenanfangs nichts an *Hypsibius*, vielmehr ist die Mundröhre gleich hinter der Mundhöhle dorsalwärts gebogen, wie bei *Macrobiotus*, und die Sehne dieses Bogens bildet ein kurzer ventraler Scheidenhalter. Auch die Stilettscheiden sitzen nicht rein lateral an der Mundröhre, sondern sind ventralwärts verlagert. Mag *Hypsibius* (s. str.) *evelinae* vielleicht auch eine seltene Ausnahme hinsichtlich des Baues des Mundröhrenanfangs sein, so beweist er doch jedenfalls, daß das Auftreten oder Fehlen des Scheidenhalters, bzw. das Fehlen oder Auftreten paariger, dorsaler wie ventraler Muskelansatzvorsprünge am Rostralteil der Mundröhre kein sicheres Unterscheidungsmerkmal der Gattungen *Macrobiotus* und *Hypsibius* darstellt. Das zeigt auch der Bau des Rostralteils der Mundröhre von *Macrobiotus coronifer* (vgl. Fig. 284 F, Erörterung S. 402), bei dem Scheidenhalter und Vorsprünge vereinigt sind. Die Differentialdiagnosen der Genera müssen daher auf die Krallenunterschiede beschränkt bleiben, enthalten aber in diesem Charakter ein prinzipielles und durchweg deutlich erkennbares Merkmal.

Wo die paarigen, dorsalen und ventralen Muskelansatzvorsprünge vorhanden sind, und das ist nach Thulin bei den allermeisten Hypsibien der Fall, bedingen sie eine Übereinstimmung der Dorsal- und Ventralwand des Mundröhrenanfangs. Der Vorderteil der Mundröhre ist demnach bei den meisten Hypsibien disymmetrisch, bei den Macrobioten bilateral-symmetrisch gebaut. Beim Eintritt in den Schlundkopf oder kurz davor, also jedenfalls im caudalen Teil, ist die Mundröhre bei *Hypsibius* meist dorsalwärts konvex, ventralwärts konkav gebogen, sodaß der Schlundkopf nicht in der Fortsetzung der Anfangsrichtung der Mundröhre, also schräg von rostral-ventral nach caudal-dorsal, sondern der rostro-caudalen oder Längsachse des Körpers parallel gelagert ist. Die Stilette sind gewöhnlich nur schwach gebogen und sitzen an Stiletträgern. Bei dem Subgenus *Diphascon* (vgl. S. 525), ist diejenige Partie der Mundröhre, die zwischen der Artikulationsstelle der Stiletträger an der Mundröhre und dem Eintritt der Mund-

röhre in den Schlundkopf liegt, zu einer oft sehr langen, biegsamen, sogenannten Schlundröhre verlängert. Ansätze zu derartigen Schlundröhren finden sich auch in anderen Untergattungen des Genus *Hypsibius*, so bei *H.* (*Calohypsibius*) *ornatus* (Richt.) forma *caelatus* Marc. (Fig. 314C) und *H. conjungens* Thul. (Fig. 349B). Für die Schlundkopfeinlagerungen gilt das bei Erörterung der Gattung *Macrobiotus* Gesagte (vgl. S. 402—403).

Haupt- und Nebenäste der Krallen sind so angeordnet, daß der Hauptast der hinteren oder äußeren und ebenso der Hauptast der vorderen oder inneren Kralle rostralwärts vom Nebenast steht; es alternieren also von innen anfangend Hauptäste und Nebenäste. Von vorn oder innen nach hinten oder außen folgen aufeinander: Hauptast der inneren, vorderen Kralle, Nebenast derselben Kralle, Hauptast der äußeren, hinteren Kralle, Nebenast derselben Kralle. Das am weitesten innen stehende Krallenelement ist also der Hauptast der inneren oder vorderen Kralle, das am weitesten außen stehende ist der Nebenast der äußeren oder hinteren Kralle.[1]) Haupt- und Nebenast sind in verschiedenen Ebenen gebogen; Verdickungen an der Krallenbasis, die zapfenartig gestaltet sind (vgl. Fig. 320C, 321D, 337C, 340C, 346C u. a.), finden sich häufig; dagegen nicht, soweit bisher bekannt, ringförmige Lunulae, wie sie bei vielen Macrobioten vorkommen.

Die Trennung der Hinterkralle in Basal- und Terminalkralle und die damit immer deutlicher sich ausprägende Verschiedenheit, erstens der Vorder- und Hinterkralle, zweitens des Haupt- und Nebenastes der Hinterkralle innerhalb des bei *Hypsibius* (s. str.) und *Diphascon* schließlich extrem heteronychen Genus *Hypsibius* ist bereits bei Erörterung der Familiencharaktere der Macrobiotidae kurz erwähnt worden. Thulin hat drei Typen des Krallenbaues der Hypsibien unterschieden. Erster Typus: Der aus Basalpartie plus Hauptast bestehende Stamm der Hinterkralle ist starr; der Proximalteil des Hauptastes ist ebenso dickwandig wie der distale, abgesehen von der dorsalen Verstärkung dieses letzten durch die Krallenrückenleiste (vgl. S. 399). Hinterkralle wenig (1,1—1,25mal) länger als die Vorderkralle; die Hauptäste beider Krallen sind gleich dick (Fig. 312C). Zweiter und dritter Typus: Proximalteil des Hauptastes der Hinterkralle biegsam, und zwar bedingt eine Verdünnung der Ventralwand dieses

[1]) An dieser auf Thulin (183, p. 25, 46) zurückgehenden Kennzeichnung der Krallenanordnung bei *Hypsibius*, der die *Macrobiotus*-Kralle mit den von den Nebenästen flankierten Hauptästen gegenübersteht, ist von den verschiedensten Seiten Kritik geübt worden (100, p. 137; 26, p. 10, 13; 163, p. 59, Anm.; 75, p. 157; 124, p. 22; 125, p. 1, 4, Anm. 1). Nachdem ausführlich von Thulin (184, p. 233ff.) und kurz von mir (81, p. 164) dieser Kritik entgegengetreten worden ist, halte ich es für überflüssig, die durchweg irrigen Einwände gegen das System Thulin's hier noch einmal aufzuführen und zu widerlegen.

Krallenteiles die Biegsamkeit. Vielleicht kommen auch noch nicht näher bekannte Veränderungen der Dorsalwand im Proximalteil des Hauptastes der Hinterkralle hinzu. Durch die Erweichung des Proximalteiles des Hauptastes tritt eine Differenzierung der Hinterkralle in eine Basalkralle und eine mit ihr beweglich verbundene Terminalkralle ein. Die Basalkralle besteht aus der Basalpartie der Kralle plus Nebenast, die Terminalkralle aus dem Distalteil des Hauptastes und die bewegliche Verbindung aus dem Proximalteil des Hauptastes. Eine Trennung von Basal- und Terminalkralle kommt bei *Hypsibius* nie zustande. Der Längenunterschied zwischen Vorder- und Hinterkralle ist deutlich, und zwar ist die Hinterkralle 1,25—2,35mal so lang wie die Vorderkralle. Außerdem ist der Hauptast der hinteren Kralle dünner als der der vorderen. Dieser weitgehenden Übereinstimmung des zweiten und dritten Typus steht ein kleiner Unterschied gegenüber, zu dessen sicherer Bestimmung eine ganz bestimmte Lage der Hinterkralle nötig ist. Nach brieflicher Mitteilung Thulin's muß man eine Hinterkralle so orientieren, daß der Nebenast genau im Profil erscheint, was für gewöhnlich am leichtesten an einer der drei vorderen Extremitäten gelingt. Bei anderer Orientierung ist eine klare Unterscheidung des zweiten und dritten Typus oft nicht möglich. Zweiter Typus: Die Basalkralle ist winkelig gebogen, da der Nebenast ungefähr einen rechten Winkel mit der Basalpartie der Kralle bildet. Die Messung des Winkels erfolgt zwischen den Dorsalkanten von Basalpartie und Nebenast in der aus Fig. 310 er-

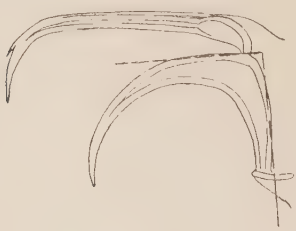


Fig. 310. Hinterkralle des vierten Beines von *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *stenostomus*, gepreßt. (Nach Thulin.)

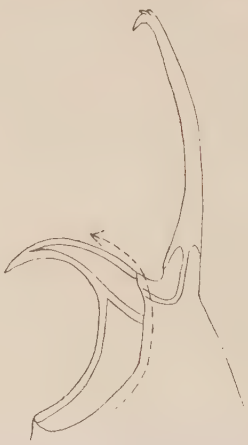


Fig. 311. Hinterkralle des dritten Beines von *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri*. (Nach Thulin.)

sichtlichen Weise. Dritter Typus: Die Basalkralle verläuft in einem gleichmäßigen Bogen, da der Nebenast als eine unmittelbare Fortsetzung der Basalpartie erscheint (Fig. 311).

Thulin hat diese Unterschiede im Bau der Krallen zur Grundlage seiner Aufteilung der Gattung *Hypsibius* gemacht. Um die Gemeinsam-

keit in der Anordnung von Haupt- und Nebenästen bei allen Hypsibien zum Ausdruck zu bringen, ist hier die Gattung *Hypsibius* beibehalten und die Thulin'schen Genera sind bis auf eines, das ich nicht anzuerkennen vermag (siehe unten und S. 473), als Subgenera aufgeführt worden. Sein Genus *Hypsibius* (184, p. 240) entspricht hier dem Subgenus *Hypsibius* (sensu stricto).

Die Eier sind bei den meisten Arten glatt und werden, zu Gelegen vereinigt, in die abgestreifte Cuticula gelegt. Die Größe der Gelege variiert wohl in weitem Abstande, im allgemeinen aber bestehen die Gelege aus einer größeren Zahl von Eiern als bei *Echiniscus*. Bei nur wenigen Arten werden freie Eier abgelegt. Sie sind dann entweder glatt und klebrig an der Oberfläche (*Hypsibius antarcticus*, vgl. S. 504) oder dickschalig mit in die Schale eingebetteten Stäbchen (*H. hastatus*, vgl. S. 507) oder mit Ausschüssen versehen (*Hypsibius oberhaeuseri*, vgl. S. 511).

Anzahl der Subgenera: 4. Anzahl der Species: 78, davon 24 unsichere.

1. Subgenus. *Calohypsibius* Thulin 1928

Krallen vom ersten Typus (vgl. S. 465).

Ich rechne zu diesem Subgenus die von G. Thulin als *Calohypsibius* zusammengefaßten Arten und die eine als *Microhypsibius* neu beschriebene Art. Den Längenunterschied der Placoidenreihen, sowie deren Zusammensetzung aus zwei oder drei kurzen Macroplacoiden kann ich nicht als Gattungs- oder Untergattungsmerkmale bewerten. Das sind vielmehr echte Speciesunterschiede, und das Gleiche gilt von den geringfügigen Verschiedenheiten des Mundröhrendurchmessers bei *Calohypsibius* und *Microhypsibius* und der Mundröhrenbiegung. Nicht einmal das habituell auffällige Merkmal skulpturierter Cuticula kommt allen Calohypsibien im Gegensatz zu *Microhypsibius* zu, sodaß die Vereinigung der ohnehin artenarmen Subgenera unter dem zuerst veröffentlichten Namen *Calohypsibius* mir berechtigt erscheint. Als Typus der Untergattung *Calohypsibius* hat G. Thulin den *Calohypsibius ornatus* bezeichnet (184, p. 238).

Anzahl der Species: 6, davon 1 unsichere.

Hypsibius (*Calohypsibius*) *ornatus* (Richt.) (Fig. 312)

1900 *Macrobiotus ornatus* var. *spinifer* F. Richters 132, p. 40—42, tab. 6, fig. 1, 4.
1911 *Hypsibius ornatus* var. *spinifer* G. Thulin 183, p. 28, fig. 13—13b.
1928 *Hypsibius ornatus* E. Marcus 81, p. 178, fig. 217.
1928 *Calohypsibius ornatus* typische Form: var. *spiniger* [err. pro *spinifer*] G. Thulin 184, p. 238—239.

Klein; ohne Augenpigment; an der Stelle, wo bei anderen Arten das Augenpigment zu sehen ist, zwei Papillen (vgl. Fig. 313B). Dorsal

und weit lateral sich fortsetzend acht Querreihen von je acht bis zwölf Dornen; die erste Querreihe auf Höhe des ersten Beinpaares, die letzte über dem vierten Beinpaar mit besonders langen Dornen. Kopfpartie mit perlenartigen Knöpfchen, ebensolche dorsal und dorsolateral zwischen den Dornenreihen, oder auch die Kopfpartie glatt und die Perlenknöpfchen des Rumpfes nur schwach ausgebildet, durch verbindende Linien zu Transversalreihen vereinigt, die wie Schnüre mit vielen Knoten aussehen. Mundröhre sehr eng, beim Eintritt in den Schlundkopf gebogen; Stilette schwach und fast völlig gerade, Schlundkopf kugelig und relativ groß, mit Apophysen und zwei runden Körnern, ohne Komma; die Placoidenreihe also kurz. Krallen klein, die Hauptäste mit je zwei Nebenspitzen, die Nebenäste relativ klein. Vordere und hintere Kralle eines Beines — als eine der Ausnahmen bei *Hypsibius* — von fast gleicher Größe und gleichem Aussehen (ähnlich auch *H.* (*Isohypsibius*) *papillifer*, S. 481 und *H.* (*Isohypsibius*) *sattleri*, S. 479).

Fig. 312. *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *ornatus*. A lateral; B Schlundkopf; C Krallen des vierten Beines, ventral. (A nach 132; B, C nach 183.)

Länge durchschnittlich 160 μ, manchmal bis zu 175 μ; Krallenlängenindex (IV) 1,10 : 1. Gelege mit zwei Eiern.

Es ist mit den Gepflogenheiten der noch rein binären Tardigradennomenklatur nicht vereinbar, daß eine Nominatform des *Hypsibius ornatus* fehlt, vielmehr die Art schon bei ihrer ersten Beschreibung in drei für sich benannte Formen, *ornatus* var. *spinifer*, *ornatus* var. *spinosissimus* und *ornatus* var. *verrucosus*, aufgelöst wurde. Hinzu kommt noch eine als *verrucosus* benannte, mit Richters' *verrucosus* aber nicht identische Form, die im folgenden als forma *caelatus* (vgl. S. 470) besprochen wird. *Hypsibius ornatus* var. *verrucosus* gilt heute allgemein als selbständige Species (vgl. S. 471). Als Typus der Art *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *ornatus* bezeichne ich die bisher als var. *spinifer* benannte Form unter Fortlassung des Varietätennamens.

Vorkommen: Grönland (161, p. 14); Nordschweden; Lappland (183, p. 28); Finnland (102, p. 13); Schottland (86, p. 27); Irland (99, p. 10); Mitteldeutschland, Taunus (132, p. 40); Schweiz, St. Gotthard und bis 2802 m (134, p. 8; 62, p. 7); Frankreich (125, p. 9); Neuseeland, Südinsel (96, p. 118); Südamerika, Colombia (59, p. 718).

Hypsibius (*Calohypsibius*) *ornatus* (Richt.) forma *spinosissimus* (Richt.) (Fig. 313)

1900 *Macrobiotus ornatus* var. *spinosissimus* F. Richters 132, p. 40—42, tab. 6, fig. 2, 5.
1905 *Macrobiotus ornatus* [part.] J. Murray 85, p. 691, tab. 3, fig. 13a—13c.
1928 *Hypsibius ornatus* f. *spinosissimus* E. Marcus 81, p. 179, fig. 218.

Zu dieser Form rechne ich alle diejenigen *H.* (*Calohypsibius*) *ornatus*, die mit dem Typus der Art hinsichtlich des fehlenden Augenpigmentes, der Papille an der Stelle der Augen, des Buccalapparates, einschließlich der Schlundkopfeinlagerungen und des Baues und der Größe der Krallen übereinstimmen. Der Unterschied liegt lediglich in der Skulpturierung der Cuticula. Diese zeigt, im Gegensatz zu *H.* (*Calohypsibius*) *ornatus*, bald feine, bald grobe Warzen, nicht die kreisrunden Perlpunkte; die Dornen sind bald länger und nicht mehr ganz so regelmäßig (Fig. 313A) wie beim Typus angeordnet, bald treten sie in deutlichen Transversalreihen auf (Fig. 313B), sind sehr zahlreich (14 und mehr in einer Querreihe) und besonders kurz.

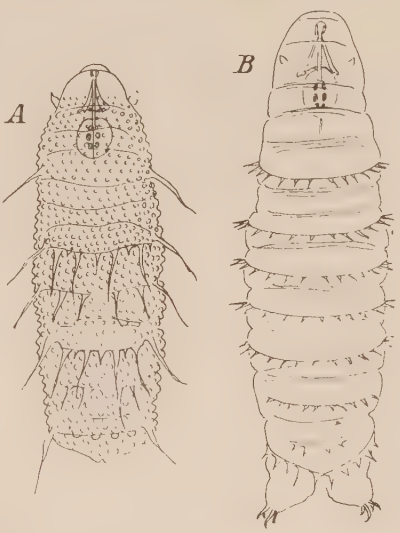


Fig. 313. *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *ornatus* f. *spinosissimus*. A Form mit längeren, unregelmäßig angeordneten Dornen, dorsal; B mit zahlreichen Dornen in regelmäßigen Querreihen, dorsal. (A nach 85; B nach 86.)

Länge der Formen mit zahlreichen kurzen Stacheln bis zu 300 μ; Gelege mit zwei Eiern von je etwa 50 μ Durchmesser.

Wo in der Literatur für *H.* (*Calohypsibius*) *ornatus* und seine Formen drei Schlundkopfeinlagerungen erwähnt werden, sind die Apophysen der Mundröhre mitgezählt worden.

Vorkommen: Spitzbergen (136, p. 169); Bäreninsel (134, p. 8; 167, p. 194); nördliches (160, p. 286), mittleres (136, p. 169) und südliches Norwegen (134, p. 8 — Zugehörigkeit zum Typus oder zu dieser Form nicht feststellbar); Mittelschweden (17, p. 141); Faröer (177, p. 211); Schottland, bis 1200 m, in Moosen des Bodens und in einem Teich (85, p. 691; 86, p. 27); Irland (99, p. 10); Mitteldeutschland, Taunus (132, p. 40); Süddeutschland, Schwarzwald; Vogesen; Schweizer Jura; Schweizer Alpen, bis 3244 und 2650 m (56, p. 32; 62, p. 10); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (120, p. 8).

Hypsibius (*Calohypsibius*) *ornatus* (Richt.) forma *caelatus* Marc.
(Fig. 314)

1911 *Macrobiotus ornatus* var. *verrucosus* [non Richters] J. Murray 99, p. 10, tab. 2, fig. 12a—12c.

1928 *Hypsibius ornatus* f. *caelatus* E. Marcus 81, p. 179, fig. 219.

Zu dieser Form rechne ich alle diejenigen *H.* (*Calohypsibius*) *ornatus*, die mit dem Typus der Art hinsichtlich des fehlenden Augenpigmentes, des Baues des Buccalapparates, einschließlich der Schlundkopfeinlagerungen, und des Baues und der Größe der Krallen übereinstimmen. Der Unterschied liegt lediglich in der Skulpturierung der Cuticula. Diese zeigt, im Gegensatz zum Typus und zur forma *spinosissimus*, reduzierte Dornen, die auch völlig fehlen können. Zwischen den in zahlreichen Transversalreihen angeordneten groben Warzen sind die beim Typus und der forma *spinosissimus* vorhandenen bedornten Querrippen bei der forma *caelatus* nur durch Querlinien angedeutet. Außerdem müssen, wenn man nicht noch eine neue Form benennen will, alle diejenigen *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *ornatus* zur forma *caelatus* gerechnet werden, bei denen nicht nur die Dornen, sondern auch die Warzen rückgebildet, und somit die Tiere völlig glatt sind. Von einer solchen glatten Form ist auch eine „*Diphascon*"-artige Verlängerung der Schlundröhre bekannt geworden (86, p. 27) (Fig. 314C), die allerdings noch etwas kürzer als der Schlundkopf ist. Mit Richters' *Macrobiotus ornatus* var. *verrucosus* darf weder die ganz glatte, noch die mit Warzen in regelmäßigen Querreihen und reduzierten Dornen versehene Form des *Hypsibius ornatus* vereinigt werden, weshalb Murray's für sie zu Unrecht wieder verwendeter Name *verrucosus* geändert werden mußte. G. Thulin (184, p. 239) hat den Murray'schen *ornatus* var. *verrucosus* (99, p. 10, tab. 2, fig. 12a—12c) offenbar übersehen. Diese Form ist aber weder mit dem etwas zweifelhaft bleibenden *ornatus* var. *verrucosus* von Richters (132, tab. 6, fig. 3), noch mit dem *ornatus* var. *verrucosus* Murray's (85, tab. 3, fig. 13b) hinsichtlich der Skulpturierung zu vereinigen. Will man die Richters'sche Form gesondert erhalten, so müßte sie forma *verrucosus* heißen. Da sie aber nie wieder in der Weise skulpturiert, faltig und ohne Augenpigment, wie Richters sie

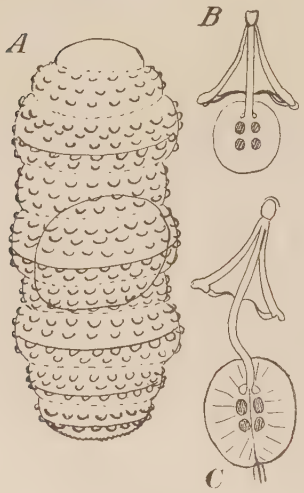


Fig. 314. *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *ornatus* f. *caelatus*. A dorsal; B Schlundkopf der typischen Form; C Schlundkopf mit verlängerter Schlundröhre (vgl. Text). (A, B nach 99; C nach 86.)

abgebildet hat, wiedergefunden, also vermutlich ungenau dargestellt worden ist, und jetzt kaum noch zu eruieren sein wird, möchte ich sie nicht als selbständige forma dubia et inquirenda aufführen. Ich vereinige sie vielmehr mit der ursprünglich von MURRAY als var. *verrucosus* (85, tab. 3, fig. 13b), später als *scabrosus* bezeichneten Form (99, p. 10, tab. 2, fig. 11) und behalte den alten Namen *verrucosus* jetzt als Speciesnamen bei [vgl. auch die Erörterung des *H.* (*Calohypsibius*) *verrucosus* (RICHT.), S. 471—472].

Vorkommen: Schottland, bis 1200 m; die glatte Form oft an den Ufern der „Lochs" (85, p. 691; 86, p. 27); Irland (99, p. 10).

Hypsibius (*Calohypsibius*) *verrucosus* (RICHT.) (Fig. 315)

? 1900 *Macrobiotus ornatus* var. *verrucosus* F. RICHTERS 132, p. 40—42, tab. 6, fig. 3.
1905 *Macrobiotus ornatus* [part.] J. MURRAY 85, p. 691, tab. 3, fig. 13b, 13c.
1911 *Macrobiotus scabrosus* J. MURRAY 99, p. 10, tab. 2, fig. 11a, 11b.
1911 *Hypsibius verrucosus* G. THULIN 183, p. 29, fig. 14, 14a.
1928 *Hypsibius verrucosus* E. MARCUS 81, p. 180, fig. 220.
1928 *Calohypsibius scabrosus* G. THULIN 184, p. 239.

Klein, aber größer und meist plumper als *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *ornatus*; Augenpigment vorhanden. Cuticula mit vielen, meist kleinen, aber ungleich großen, oft eckigen Warzen bedeckt, die an mehreren

Fig. 315. *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *verrucosus*. A lateral; B Krallen des vierten Beines, ventral. (A nach 85; B nach 183.)

Stellen des Körpers zu größeren, gefalteten Klumpen vereinigt sein können. Die Warzen finden sich auf dem ganzen Körper, einschließlich der Beine, mit Ausnahme inkonstanter dorsaler Transversalzonen und der Schnauzenpartie. Mundröhre mit den Untergattungsmerkmalen; Schlundkopf kugelig, mit Apophysen und zwei Körnern, die etwas länger als breit sind. Krallen größer, namentlich breiter als bei *H.* (*Calohypsibius*) *ornatus* und mit bedeutend kräftigeren Nebenästen.

Länge bis zu etwa 250 μ.

Nicht nur Nomenklaturfragen, sondern auch die Unzulänglichkeit der ersten Beschreibung, nicht der Abbildung, bedingen eine gewisse Unsicherheit bei der Benennung dieser Art. RICHTERS' var. *verrucosus* entbehrt des Augenpigmentes, das vielleicht durch die Cuticularskulptur

dem Untersucher verborgen geblieben ist. Sie ist außerdem sehr faltig und ausgesprochen „blumenkohlartig" skulpturiert. Murray's var. *verrucosus* (85, tab. 3, fig. 13b, 13c) besitzt drei Schlundkopfkörner, doch lassen andere Abbildungen der gleichen Tafel (fig. 14b) vermuten, daß J. Murray die Apophysen als Placoiden angesehen hat. Murray faßt später die eben genannte var. *verrucosus* (85) als eigene Art *Macrobiotus scabrosus* auf (99, p. 10) und sagt an dieser Stelle, Richters habe seine im Jahre 1900 beschriebene var. *verrucosus* mit Murray's var. *verrusocus* (85), demnach also mit *scabrosus* (99), identifiziert. Wenn Murray demgegenüber auf die Unterschiede seiner var. *verrucosus* (99, p. 10) von der Richters'schen hinweist, so durfte er nicht den Richters'schen Namen beibehalten. Auch mir erscheint Murray's var. *verrucosus* (99) mit der Richters'schen nicht vereinbar zu sein, und ich mußte daher für die Murray'sche Form einen neuen Namen einführen (s. oben, forma *caelatus*). Dagegen scheint es mir nach der Richters'schen Abbildung, von dem dort fehlenden Augenpigment abgesehen, keineswegs schwierig zu sein, die Synonymie in der vorstehend aufgezeichneten Weise anzunehmen und damit den Namen *scabrosus* zu eliminieren. Ich befinde mich dabei in Übereinstimmung mit Richters' eigener Angabe (fide 99, p. 10), daß seine var. *verrucosus* mit der Murray'schen var. *verrucosus* (85) identisch ist, und diese var. *verrucosus* (85) ist ja von Murray der Beschreibung des *scabrosus* zugrunde gelegt worden. Keinesfalls ist die Murray'sche var. *verrucosus* (99, p. 10) mit der Richters'schen zu identifizieren, obgleich auch sie eine warzige Varietät des *H.* (*Calohypsibius*) *ornatus* ist. Es sei zugegeben, daß Richters' var. *verrucosus* als Form von *ornatus* gesondert geführt werden kann, aber ihre Vereinigung mit *scabrosus* ist nicht weniger sicher als die vieler anderer Arten mit älteren Beschreibungen.

Vorkommen: Lappland (183, p. 29); Schottland, sehr hygrophil (85, p. 691); Irland (99, p. 10); Moos am Wannsee bei Berlin (81, p. 181); Mitteldeutschland, Taunus (132, p. 40); Süddeutschland, Schwarzwald; Vogesen; Schweizer Alpen, bis 2344 und 2650 m (56, p. 32; 62, p. 10); Frankreich (125, p. 9).

Hypsibius (*Calohypsibius*) *truncatus* (Thul.) (Fig. 316)

1928 *Microhypsibius truncatus* G. Thulin 184, p. 239, 247—249, fig. 20, 21.

Sehr klein; Körpergestalt caudal cylinderisch, rostralwärts verjüngt, Hinterende quer abgestutzt. Extremitäten kurz. Augenpigment fehlt. Cuticula glatt. Mundröhre nicht allzu eng, nur wenig gebogen, also annähernd gerade verlaufend. Die Muskelansatzvorsprünge anscheinend leistenförmig. Schlundkopf oval, mit dünnen Apophysen; die Placoidenreihen, verglichen mit denen der anderen Calohypsibien, verhältnismäßig lang, jede aus drei Körnern bestehend, das dritte

gestreckter und größer als die vorderen. Komma fehlt. Krallen sehr klein, die Hinterkralle jedes Beines etwas größer als die vordere, aber im übrigen dieser ähnlich.

Länge 145 μ. Schlundkopflänge 13,8 μ = 95 ms.[1]) Hinterkralle IV 4,0 μ = 27,5 ms; Krallenlängenindex (IV) 1,19 : 1. Äußerer Durchmesser der Mundröhre 10 cph; Schlundkopfbreite 78 cph. Placoidenreihe 35,5 cph. Erstes Placoid (Korn) 7,5 × 5,3 cph, zweites 8,7 × 6,0 cph, drittes 11,8 × 6,5 cph.

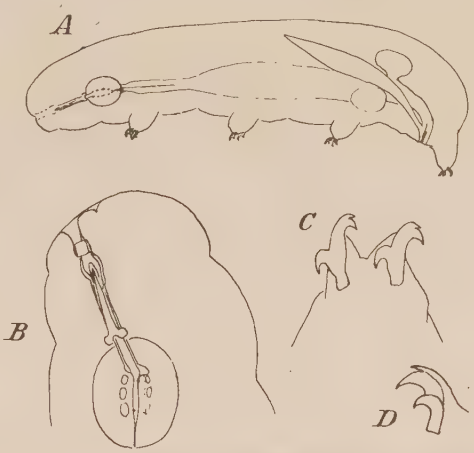


Fig. 316. *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *truncatus*. A lateral; B Kopf, lateral; C Krallen des vierten Beines, ventral; D Vorderkralle mit dem Hauptast genau im Profil. (Nach 184.)

Im Bau der Krallen erinnert diese kleine Species an *H.* (*Calohypsibius*) *ornatus*, der indessen einen etwas niedrigeren Krallenlängenindex hat. Die in der Untergattungserörterung von *Calohypsibius* (vgl. S. 467) erwähnten und aus den Diagnosen resultierenden Unterschiede im Bau des Buccalapparates rechtfertigen eine spezifische, nicht aber eine generische Abtrennung der Art. Formen mit glatter Cuticula sind auch von *Calohypsibius ornatus* beschrieben worden (vgl. forma *caelatus*, S. 470).

Eier nicht bekannt; nur ein Stück und zwar ein Weibchen mit links verlaufendem Ovidukt gefunden.

Vorkommen: Schottland, Killin, in trockenem Moos (184, p. 248).

Hypsibius (*? Calohypsibius*) *polychaetus* (Ammann) [Spec. dub. et inquir.] (Fig. 317)

1908 *Macrobiotus polychaetus* J. Ammann 2, p. 5, fig. 1, 2 (p. 14, 15).
1928 *Hypsibius polychaetus* E. Marcus 81, p. 177, fig. 216.

Körpergestalt ziemlich gedrungen; ohne Augenpigment; Stilette eher schwach als kräftig, leicht gebogen. Schlundkopf groß, anscheinend mit drei untereinander etwa gleich großen Körnern; der ganze Körper, mit Ausnahme des Kopfes, dorsal und lateral dicht mit langen, unregelmäßig angeordneten Dornen besetzt.

Die ersten Körner des Schlundkopfes könnten wohl die Apophysen sein, wodurch die Wahrscheinlichkeit noch näher gerückt wäre, daß es sich bei der unvollständig beschriebenen und sehr schlecht abgebildeten

[1]) Vgl. Anm., S. 425.

Art um einen *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *ornatus* forma *spinosissimus* (vgl. S. 469) mit unregelmäßig verteilten Dornen handelt. Die Einordnung der Art in das Subgenus *Calohypsibius* ist infolge der Ungenauigkeit der Beschreibung nicht mit Sicherheit vorzunehmen.

Vorkommen: Schweiz, Thurgau (2, p. 15).

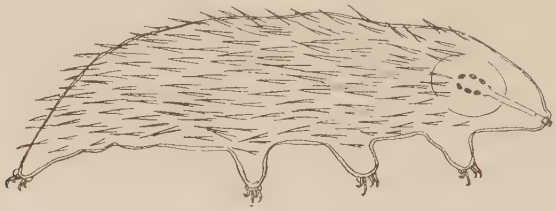


Fig. 317. *Hypsibius* (*? Calohypsibius*) *polychaetus*, lateral. (Nach 2.)

2. Subgenus. *Isohypsibius* Thulin 1928

Krallen vom zweiten Typus (vgl. S. 465—466).

Für sechs der neun von Thulin untersuchten Arten dieses Subgenus sind crista- oder leistenförmige Muskelansatzvorsprünge am Rostralteil der Mundröhre sicher festgestellt worden. Für die drei anderen Arten (*undulatus*, *septentrionalis* und *sattleri*) konnte dieser Charakter noch nicht genau geprüft werden. Außerdem hat Thulin den caudal vom vierten Bauchganglion inserierenden Transversalmuskel jeder Seite bei den Angehörigen dieses Subgenus einfach oder aus zwei bis drei dicht beieinander verlaufenden Strängen zusammengesetzt gefunden. Eine Ausnahme bildet *H.* (*Isohypsibius*) *septentrionalis*, bei welchem, wie bei den übrigen Macrobiotidae, dieser Muskel in zwei Stränge geteilt ist, die lateral voneinander entfernt entspringen.

Als Typus der Untergattung hat G. Thulin den *Isohypsibius prosostomus* bezeichnet (184, p. 239). Innerhalb des Subgenus unterscheidet Thulin drei Artengruppen:

A. *tuberculatus*-Gruppe: Körper gedrungen, in der Mitte unmittelbar hinter dem zweiten Beinpaar seinen größten Durchmesser erreichend. Äußere Körperform in der rostralen und caudalen Hälfte des Stammes einander annähernd gleichend. Extremitäten kurz. Die dorsale Körperwand quergefaltet oder mit stumpfen Buckeln oder spitzen Papillen versehen. Cuticula oft netzförmig gezeichnet. Krallen mäßig groß. Hierher gehören die Arten *H.* (*Isohypsibius*) *undulatus* (vgl. S. 475) bis *papillifer* forma *bulbosus* (vgl. S. 481).

B. *prosostomus*-Gruppe: Körper gestreckt, mit kurzen Extremitäten. Cuticula glatt, Krallen mäßig groß. Hierher gehören die Arten *H.* (*Isohypsibius*) *schaudinni* (vgl. S. 482) bis *canadensis* (vgl. S. 484).

C. *annulatus*-Gruppe: Körper gestreckt, mit langen Extremitäten. Cuticula glatt oder mit kleinen Warzen versehen. Krallen groß bis sehr groß. Hierher gehören die Arten *H.* (*Isohypsibius*) *annulatus*

(vgl. S. 485) bis *stenostomus* (vgl. S. 494), also eine Reihe ausgesprochen hygrophiler Species.

Anzahl der Species 20, davon 2 unsichere.

Hypsibius (*Isohypsibius*) *tuberculatus*-Gruppe

Kennzeichnung vgl. S. 474.

Hypsibius (*Isohypsibius*) *undulatus* (Thul.) (Fig. 318)

1928 *Isohypsibius undulatus* G. Thulin 184, p. 239, 249, fig. 22.

Klein; Körper von der für die *tuberculatus*-Gruppe charakteristischen Gestalt mit großem, vorn abgeflachtem Kopfe. Dorsale Körperwand quergefaltet oder eher gewellt, in jedem Halbsegment

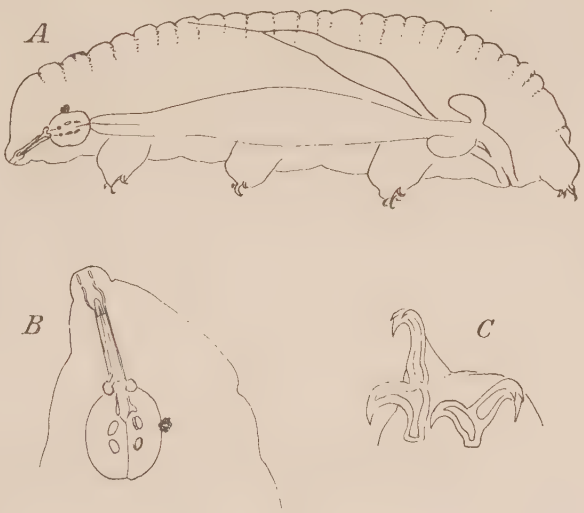


Fig. 318. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *undulatus*. A lateral; B Kopf, lateral; C Krallen des vierten Beines, Nebenast der Hinterkralle genau im Profil. (Nach 184.)

drei „Wellen" bildend. Cuticula netzförmig gezeichnet. Augenpigment vorhanden. Mundröhre mäßig weit, schwach gebogen, wahrscheinlich mit leistenförmigen Muskelansatzvorsprüngen; Schlundkopf oval. Apophysen deutlich; zwei kurze stäbchenförmige Macroplacoiden in jeder Reihe, das vordere größer als das hintere. Komma fehlt. Krallen von mäßiger Größe, mit seitlich zusammengedrückten Ästen, die Nebenäste rechtwinkelig gebogen.

Länge bis 247 μ. Ein Gelege mit drei glatten, ovalen Eiern (38 × 44 μ) in der Cuticula gefunden.

Die folgenden Maße beziehen sich auf ein 190 μ langes Stück: Schlundkopflänge 17,6 μ = 93 ms. Hinterkralle IV 9,2 μ = 48 ms. Krallenlängenindex (IV) 1,36 : 1. Äußerer Durchmesser der Mundröhre

10,9 cph; Schlundkopfbreite 86 cph; Länge der Placoidenreihe 33 cph; erstes Placoid 16,4 × 7,7 cph, zweites 13,6 × 7,0 cph.

Vorkommen: Südschweden, in Flechten und Moos (184, p. 250).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *septentrionalis* (Thul.)

1928 *Isohypsibius septentrionalis* G. Thulin 184, p. 239, 250.

Sehr klein; Körperform, Buccalapparat und Krallen genau wie bei der vorigen Art; auch Augenpigment vorhanden. Dorsale Körperwand mit sechs Querreihen von stumpfen Buckeln. Die erste, dritte und fünfte Querreihe, welche über dem ersten, zweiten und dritten Beinpaare sitzen, bestehen je aus drei, die zweite, vierte und sechste Querreihe aus je fünf Buckeln. Vor der ersten und hinter der letzten Querreihe sitzt außerdem jederseits ein niedriger Buckel. Zwischen und zum Teil auch auf den Buckeln ist die Cuticula mit ganz niedrigen, dicht aneinanderstoßenden Wärzchen besetzt. Eine Reticulation war nicht zu erkennen.

Länge 177 μ. Eier nicht bekannt.

Die nicht abgebildete und daher nicht ganz sicher zu beurteilende Art steht dem *H.* (*Isohypsibius*) *tuberculatus* offenbar sehr nahe.

Vorkommen: Lappland, 750 m, zwischen Moosen und Flechten (184, p. 250).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *tuberculatus* (Plate) (Fig. 319)

1889 *Macrobiotus tuberculatus* L. Plate 109, p. 536, tab. 22, fig. 26.
1911 *Hypsibius tuberculatus* G. Thulin 183, p. 30, fig. 15—15b.
1928 *Hypsibius tuberculatus* E. Marcus 81, p. 187, fig. 229.
1928 *Isohypsibius tuberculatus* G. Thulin 184, p. 240.

Klein bis mittelgroß; farblos, die Magenzellen oft gelb; mit Augenpigment. Dorsale Buckel in zehn Querreihen angeordnet, und zwar je 6 in der 3. und 5. und 7. Querreihe, 5 in der 1. und 10. Reihe, 4 in der 2., 4., 6. und 8. Reihe, 2 in der 9. Reihe. Cuticula auf und zwischen den Buckeln mit dicht aneinander sitzenden Warzen bedeckt, die eine in der Aufsicht netzförmige, an *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *sattleri* (vgl. S. 479) erinnernde, aber feiner maschige Zeichnung bilden. Mundröhre im Rostralteil mit leistenförmigen Muskelansatzvorsprüngen. Schlundkopf oval, mit Apophysen und zwei Stäben, von denen der

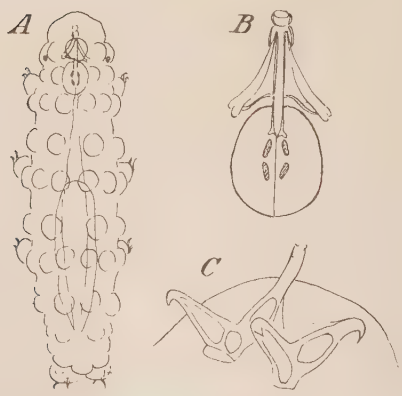


Fig. 319. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *tuberculatus*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen des vierten Beines, ventral. (Nach 183.)

vordere, längere manchmal in zwei aneinander stoßende Körner geteilt ist; kein Komma. Krallen mit kurzer Basalpartie, von der Haupt- und Nebenast stark divergierend ausgehen; der Hauptast mindestens an der vierten Kralle mit zwei Nebenspitzen.

Länge 245—302 μ; Gelege von drei bis fünf ovalen Eiern.

Vorkommen: Spitzbergen (167, p. 194); Lappland; mittleres und südliches Schweden (183, p. 30); Finnland (102, p. 13); Shetlandinseln (91, p. 644); Schottland (98, p. 89); Irland (99, p. 3); in Moos am Wannsee bei Berlin (81, p. 187); Mitteldeutschland, Marburg (109, p. 536); Schweizer Jura und Alpen, bis 2900 m (56, p. 32; 62, p. 9); Alpen am Ufer des Lago Tremorgio, 1828 m (125, p. 9); Karst (56, p. 32); Pyrenäen (81, p. 187); Kanaren, Tenerifa (55, p. 716); Britisch Ostafrika (100, p. 143); Britisch Columbia, Victoria (96, p. 173); Bolivia, 4000 m (101, p. 28).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *tuberculatus* (Plate) forma *gibbus* Marc.
(Fig. 320)

1915 [14] *Macrobiotus tuberculatus* var. *verrucosus* P. della Valle 26, p. 20, tab. 9, fig. 11—15.

1928 *Hypsibius tuberculatus* f. *gibbus* E. Marcus 81, p. 187, fig. 230.

Diese von della Valle beschriebene Form, deren Name als innerhalb des Genus *Hypsibius* bereits vergeben [vgl. *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *verrucosus*, S. 471], von mir geändert werden mußte, unter-

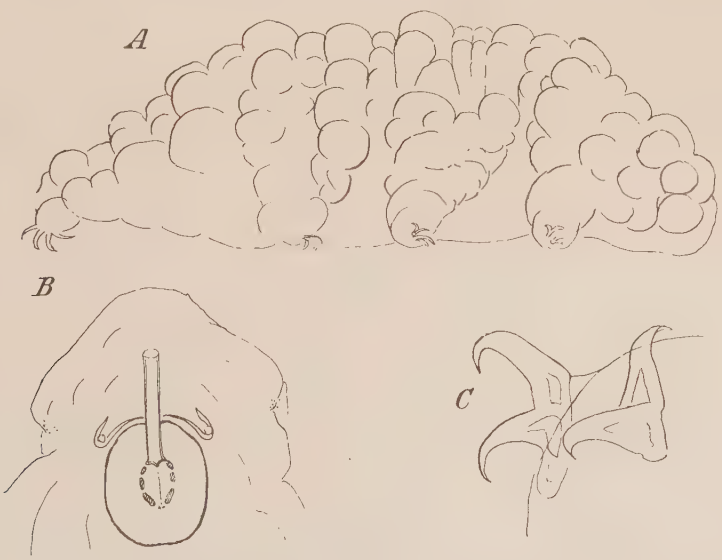


Fig. 320. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *tuberculatus* f. *gibbus*. A lateral; B Schlundkopf in situ, dorsal; C Krallen des vierten Beines, dorsal. (Nach 26.)

scheidet sich vom Typus durch die zahlreichen, nicht so regelmäßig wie dort angeordneten, sondern einigermaßen wirr gehäuften, basal

vielfach zusammenstoßenden Höcker, ferner dadurch, daß bei keiner Kralle am Hauptast Nebenspitzen vorkommen und schließlich durch die Schlundkopfeinlagerungen, die stets als zwei vordere, kleinere, als ein hinterer, größerer Stab und ein Komma ausgebildet sind.

Daß dieser Form die Nebenspitzen am Hauptast tatsächlich fehlen, halte ich für unwahrscheinlich, ebenso, daß das vordere Korn im Schlundkopf etwas anderes ist, als die Apophyse. Im Hinblick auf G. Thulin's Abtrennung des *H.* (*Isohypsibius*) *septentrionalis* von *H.* (*Isohypsibius*) *tuberculatus* als eigene Art könnte auch die forma *gibbus* als selbständige Species geführt werden.

Vorkommen: Süditalien, Astroni (26, p. 20).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *nodosus* J. Murr. (Fig. 71, 321)

1907 *Macrobiotus nodosus* J. Murray 95, p. 523, tab. 18, fig. 6.
1928 *Hypsibius nodosus* E. Marcus 81, p. 188, fig. 231.
1928 *Isohypsibius nodosus* G. Thulin 184, p. 240.

Groß; oft gelb. Die zuerst gesammelten Stücke mit birnförmig gestaltetem braunem Magen, der indessen weder in Form noch in Farbe einen Artcharakter liefert. Augenpigment vorhanden. Die Cuticula

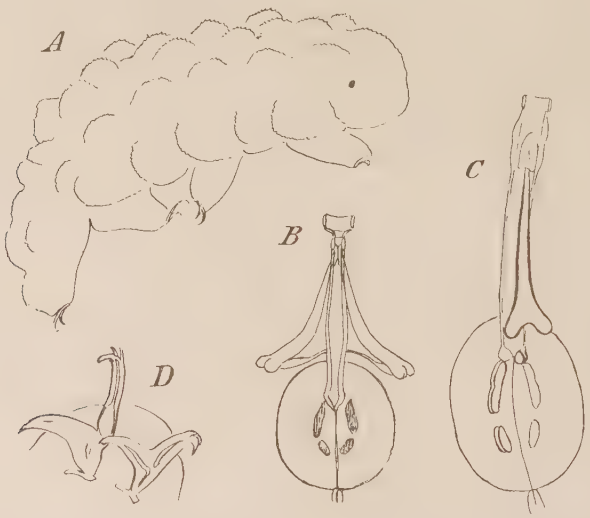


Fig. 321. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *nodosus*. A lateral; B Schlundkopf, ventral; C Schlundkopf, lateral; D Krallen, ventral. (A und B nach 95.)

mit papillentragenden, bald basal aneinander stoßenden, bald basal voneinander getrennten (100, p. 140) Höckern versehen, die in etwa 12 Transversalreihen zu je sechs angeordnet sind. Die Cuticula zwischen den Höckern glatt oder fein warzig. Muskelansatzvorsprünge im rostralen Teil der Mundröhre leistenförmig. Schlundkopf kurz-oval, 50 μ lang, mit länglichen Apophysen und zwei Stäben, von denen der

erste doppelt so lang wie der zweite ist; kein Komma. Krallen klein. Haupt- und Nebenast der größeren Kralle bei der Ventralansicht in einem Winkel von etwa 75°, die der kleineren in einem solchen von 90° divergierend. Bei beiden Krallen sind Haupt- und Nebenast nur wenig verschieden lang. Basalkralle der Hinterkralle mit den Untergattungscharakteren. Hauptäste der Vorder- und der Hinterkralle mit je zwei Nebenspitzen. Basalpartie beider Krallen mit transversaler Basalverstärkung.

Länge bis zu 500 μ. Gelege von bis zu neun elliptischen, weißen oder lachsfarbenen bis rotbraunen Eiern.

Die an sich selbstverständliche Bemerkung über die Nebenspitzen der Hauptäste stellt lediglich eine Berichtigung der Originaldiagnose dar.

Vorkommen: in Moos am Wannsee bei Berlin (81, p. 189); Java, Pangerango, 3000 m; Lombok, 1600 m (81, p. 189); Britisch Ostafrika, Uganda (100, p. 140); Südafrika, Pretoria; Kapland (95, p. 523; 96, p. 120; 100, p. 140); Fidschiinseln, Viti-Levu; Macquarie-Inseln (96, p. 148, 118); Neuseeland, Nordinsel (96, p. 118); Bolivia, 1000—2000 m (101, p. 28).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *sattleri* (Richt.) (Fig. 322)

1902 *Macrobiotus Sattleri* F. Richters 134, p. 12, tab. 2, fig. 1.
1907 *Macrobiotus sattleri* J. Murray 91, p. 660, tab. 4, fig. 26a—26c.
1911 *Hypsibius Sattleri* G. Thulin 183, p. 31.
1928 *Hypsibius sattlerei* E. Marcus 81, p. 182, fig. 223.
1928 *Isohypsibius Sattleri* G. Thulin 184, p. 240.

Sehr klein oder klein, massig und mit im Vergleich zu *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *ornatus* (vgl. Fig. 313) kurzer Kopfpartie. Augenpigment vorhanden; Kopfpartie fein granuliert oder nahezu glatt; die Cuticula im übrigen dorsal, lateral und teilweise auf den Beinen mit Warzen bedeckt, die zur Bildung deutlich polygonaler Felder zusammentreten, wodurch eine grobmaschige, netzartige Zeichnung mit den größten Polygonen in der Körpermitte zustande kommt. Außerdem stehen auf der Dorsalfläche, namentlich in der caudalen Körperpartie, aber auch hinter den Augen, mammilläre und gerundete Höcker, bald in acht bis neun Querreihen, jede zu etwa vier Höckern, bald mehr unregelmäßig verstreut und mit kleinen, scharfspitzigen Dornen, namentlich lateralwärts, untermischt. Mundröhre wahrscheinlich mit leistenförmigen Muskelansatzvorsprüngen. Schlundkopf nicht vollständig kugelig, mehr kurz-oval, mit zwei runden Körnern und hinter diesen einem kurzen Stabe; ohne Komma. Die beiden Krallen eines Beines sind ziemlich gerade, kurz vor der Spitze scharf umgebogen und von annähernd gleicher Größe; Haupt- und Nebenast einer Kralle divergieren in nicht ganz rechtem Winkel; der Hauptast der größeren, äußeren oder hinteren Kralle trägt zwei Nebenspitzen; für die Vorderkralle liegt noch keine Abbildung vor, die der modernen Darstellung

der Hinterkralle (322 D), die G. Thulin mir freundlicherweise zur Verfügung gestellt hat, entspricht.

Länge bis zu 242 μ; Gelege von zwei bis vier Eiern (33 × 45 μ).

Ob es sich bei den Verschiedenheiten in den Schlundkopfcharakteren und der Krallengröße, die J. Murray (96, p. 141, 173) erwähnt, tatsächlich um dieselbe Art handelt, muß noch unentschieden bleiben. Es kämen danach außer den oben beschriebenen zwei runden Körnern und einem Stab auch drei kurze Stäbe, oder auch zwei ungleich große Stäbe vor, von denen der erste zweieinhalbmal so lang wie breit und in der Mitte eingeschnürt, der zweite etwa zweimal so lang wie breit ist. Bei kanadischen Stücken fanden sich zwei gleich große Stäbe, jeder etwa viermal so lang wie breit. Das Komma fehlte bei allen diesen Formen. Die äußere und innere Kralle eines Beines waren deutlich verschieden lang.

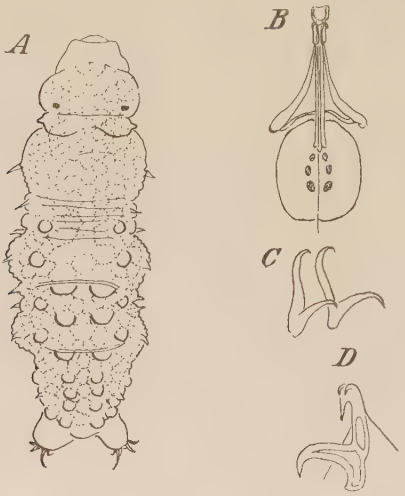


Fig. 322. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *sattleri*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen; D Hinterkralle des vierten Beines mit dem Nebenast genau im Profil. (A, B, C nach 91; D nach Thulin.)

Vorkommen: Novaja Semlja (161, p. 14); Lappland; Südschweden (183, p. 31); Orkneyinseln (91, p. 644); Schottland (98, p. 89); in Moos am Wannsee bei Berlin (Marcus det.); Mitteldeutschland, Taunus; Rheingau (134, p. 12); Voralpen, bei Freiburg-Schweiz (120, p. 9); Schweizer Jura; Schweizer Alpen, bis 2440 und 3289 m (56, p. 32; 62, p. 6); Frankreich (125, p. 10); Himalaja, 700 m (92, p. 271); Australien, Queensland (96, p. 141); Neuseeland, Südinsel (96, p. 118); Kanada, Rocky Mountains (96, p. 173); Kerguelen; Crozetinseln (137, p. 238).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *papillifer* (J. Murr.) (Fig. 323)

1905 *Macrobiotus papillifer* J. Murray 85, p. 692, tab. 3, fig. 15a—15c.
1928 *Hypsibius papillifer* E. Marcus 81, p. 181, fig. 221.
1928 *Isohypsibius papillifer* G. Thulin 184, p. 240.

Klein; hyalin, Augenpigment vorhanden. Dorsal und lateral, sowie an der Basis jedes Hinterbeines mammilläre Fortsätze, d. h. Fortsätze mit breiter, oft halbkugelförmiger Basis, der eine dornartige oder wohl auch distal etwas gerundete Spitze aufsitzt. Stilette kräftig, gekrümmt; Schlundkopf nicht vollkommen kugelig, sondern etwas

länger als breit, mit drei untereinander gleich großen Stäben, die etwa doppelt so lang wie breit sind. Äußere und innere Krallen eines Beines an Größe wenig verschieden.

Länge bis zu 250 μ, Gelege von fünf Eiern.

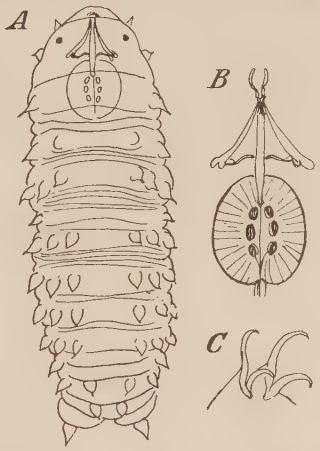


Fig. 323. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *papillifer*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen, ventral. (Nach 85.)

Die mammillären Höcker, nach ihrer Form wie nach ihrer Anordnung, unterscheiden die Art von dem nahestehenden *H.* (*Isohypsibius*) *sattleri*. Die Zahl und Form der Placoiden und die beschriebenen Skulpturverhältnisse trennen sie von *H.* (*Isohypsibius*) *tuberculatus*. Für die Beurteilung des Baues der Krallen, namentlich der Basalkralle, war für G. Thulin, wie er mir brieflich mitgeteilt hat, die hier als forma *bulbosus* aufgeführte Form (Fig. 324C) maßgebend. Wie ein Vergleich der älteren Abbildung J. Murray's (Fig. 322C) mit dem neuen Bilde Thulin's der Hinterkralle von *H. sattleri* (Fig. 322D) lehrt, kann die wenig zum *Isohypsibius*-Typ passende Abbildung der *papillifer*-Krallen (Fig. 323C) der Einordnung dieser Species nicht entgegenstehen.

Vorkommen: Grönland; Spitzbergen (161, p. 15); Schottland (85, p. 692); Schweizer Alpen, 1800 m (62, p. 11); Australien, Australische Alpen, 1700 m (96, p. 141); Neuseeland, Südinsel (96, p. 118).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *papillifer* (J. Murr.) forma *bulbosus* Marc. (Fig. 324)

1911 *Macrobiotus papillifer* var. J. Murray 99, p. 10, tab. 2, fig. 10a—10c.

1928 *Hypsibius papillifer* f. *bulbosus* E. Marcus 81, p. 181, fig. 222.

Die Form stimmt mit dem Typus der Art hinsichtlich des Augenpigmentes, der Form des Buccalapparates und der Schlundkopfeinlagerungen überein. Bei den mammillären Fortsätzen ist die Basalpartie eine große Halbkugel, der die brustwarzenartige Papille aufsitzt. In den vorderen und mittleren Partien der dorsalen Cuticula stehen je sechs derartige basal aneinander stoßende Fortsätze in einer Querreihe, in dem caudalen Teil, vor dem vierten Beinpaar, nur vier. In der

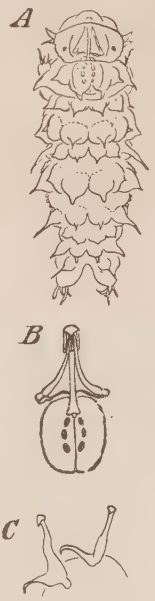


Fig. 324. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *papillifer* f. *bulbosus*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen, ventral. (Nach 99.)

Originaldiagnose werden die Krallen als dem Typus gleichend bezeichnet, woraus sich für die gesamte Art die Zugehörigkeit zur Untergattung *Isohypsibius* ergibt. Die vom Autor für die f. *bulbosus* besonders erwähnte Papille an der Basis des vierten Beines hat die Nominatform, wenn auch nicht in gleicher Größe, ebenfalls.

Länge 200 μ.

Eine eigene Benennung dieser von *papillifer* auch habituell sehr leicht zu unterscheidenden Form erscheint mir als die notwendige Kennzeichnung ihres abweichenden Baues.

Vorkommen: Schottland, in *Sphagnum*-Moor; Irland, in Salzsumpf (99, p. 10).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *prosostomus*-Gruppe

Kennzeichnung vgl. S. 474.

Hypsibius (*Isohypsibius*) *schaudinni* (Richt.) (Fig. 325)

1909 *Macrobiotus schaudinni* F. Richters 156, p. 32, tab. 1, fig. 3, 4.
1911 *Macrobiotus schaudinni* J. Murray 99, p. 11, tab. 3, fig. 16a, 16b.
1928 *Hypsibius schaudinni* E. Marcus 81, p. 192, fig. 235.
1928 *Isohypsibius Schaudinni* G. Thulin 184, p. 240.

Mittelgroß; Augenpigment vorhanden; Mundröhre 3 μ weit, im rostralen Teil mit leistenförmigen Muskelansatzvorsprüngen. Schlundkopf kugelig, von 45 μ Durchmesser, mit deutlichen Apophysen, drei von vorn nach hinten an Größe zunehmenden, abgerundeten Körnchen und kleinem Komma. Krallen eines Beines an Länge verschieden, bei beiden Haupt- und Nebenast nur basal vereinigt, der Hauptast der größeren Kralle ziemlich dünn, am vierten Beinpaar etwa 20 μ lang. Deutlicher, als in J. Murray's Darstellung (Fig. 325C), kommt der *Isohypsibius*-Typ der Hinterkralle in G. Thulin's mir freundlicherweise übersandter

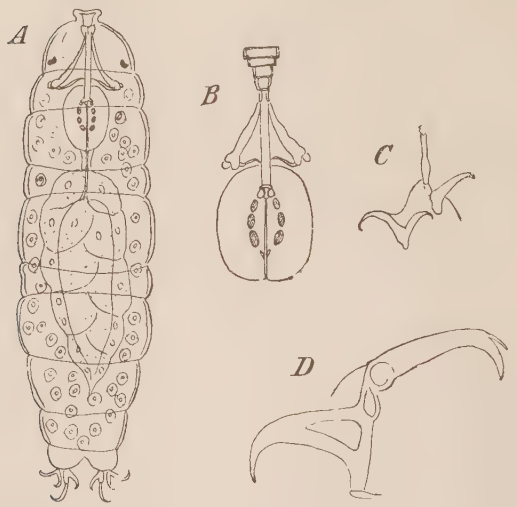


Fig. 325. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *schaudinni*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen, ventral; D Hinterkralle des zweiten Beines, gepreßt, vielleicht zu einer Forma aberrativa von *H.* (*I.*) *schaudinni* gehörig. (A, B, C nach 99; D nach Thulin.)

Abbildung (Fig. 325D) zum Ausdruck; die betreffenden Stücke hat THULIN freilich nicht mit völliger Sicherheit als zu *H.* (*Isohypsibius*) *schaudinni* gehörig bezeichnet.

Länge bis 368 μ; Gelege von drei glatten Eiern (72 μ lang).

Vorkommen: Spitzbergen (156, p. 32); Schottland (98, p. 93); Irland (99, p. 11); Eifel, Laacher See (125, p. 7—8).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *prosostomus* (THUL.) (Fig. 326)

1911 *Hypsibius tetradactylus* [non GREEFF 1866] G. THULIN 183, p. 32, fig. 16—16b.
1928 *Hypsibius tetradactylus* E. MARCUS 81, p. 192, fig. 237.
1928 *Isohypsibius prosostomus* G. THULIN 184, p. 240, 250.

Mittelgroß bis groß; unpigmentiert, hyalin, Augenpigment vorhanden. Mundöffnung nach vorn gerichtet; Mundhöhle ziemlich groß, Mundröhre weit, mit leistenförmigen Muskelansatzvorsprüngen. Stilette kurz vor der Furca scharf gebogen. Schlundkopf oval, mit Apophysen, drei Stäben und einem Komma. Die beiden ersten gleich langen Stäbe folgen unmittelbar aufeinander, der dritte längere folgt in einigem Abstand vom zweiten. Die beiden Krallen eines Beines sind sehr ungleich lang, die hintere, längere mißt 20,5 μ bei einem 445 μ langen Exemplar.

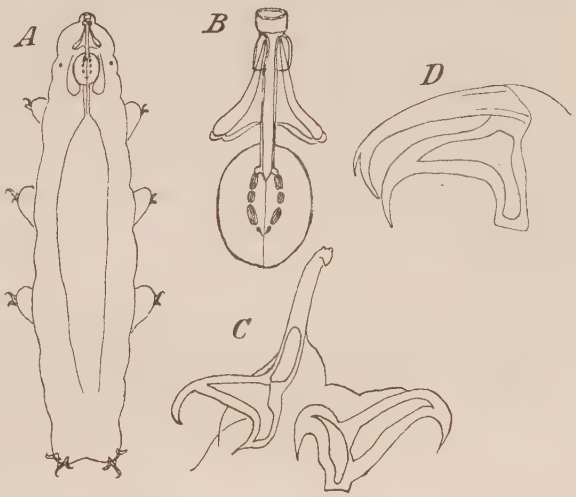


Fig. 326. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *prosostomus*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen des vierten Beines, ventral; D Hinterkralle des vierten Beines, gepreßt, sodaß der Nebenast genau im Profil ist. (A, B, C nach 183; D nach THULIN.)

Haupt- und Nebenäste divergieren bei beiden Krallen weit. An der vorderen Kralle sind die Äste weitgehend abgeplattet, sodaß sie bei der gehobenen Kralle bedeutend dünner als bei der ausgestreckten erscheinen. Der Hauptast der hinteren Kralle ist dünner als der Nebenast und hat wie bei allen Isohypsibien eine federnde Basis. Die Krallenhaut endet an der scharf markierten Grenze zwischen dem proximalen, schwach lichtbrechenden und dem distalen Teil des Hauptastes; dieser trägt zwei ganz kleine Nebenspitzen.

Länge geschlechtsreifer Tiere 325—445 μ; Gelege von 3—13 glatten, ovalen (52 $\times$ 39 μ) Eiern.

Die Art steht *H.* (*Isohypsibius*) *schaudinni* und *H.* (*Isohypsibius*) *canadensis* nahe. Von dem ersten unterscheidet sie sich durch die Kopfform, indem die Mundöffnung bei *H.* (*I.*) *schaudinni* mehr subterminal, bei *H.* (*I.*) *prosostomus* mehr macrobiotenartig terminalwärts gerichtet ist. Hinzu kommen Einzelheiten des Buccalapparates, wie geradere Mundröhre, mehr ovale Form des Schlundkopfes, verhältnismäßig längere Macroplacoidenreihen (41 cph bei *prosostomus*, 34 cph bei *schaudinni*), gestrecktere, also mehr stäbchenförmige Placoiden, Auftreten eines Microplacoids (Kommas) und anderes. *H.* (*I.*) *canadensis* ist viel kleiner, hat einen mehr kugeligen Schlundkopf, eine engere Mundröhre, andere Proportionen der Placoiden und anscheinend zartere Krallen.

Mit der oben gegebenen Charakteristik ist eine Entscheidung, auf welche Species die vor 1911 publizierten Fundorte des *Macrobiotus tetradactylus* zu beziehen sind, unmöglich geworden. Hatte Thulin ursprünglich seine Beschreibung als eine Verbesserung und Erweiterung der Greeffschen Diagnose von *tetradactylus* aufgefaßt, so verzichtet er neuerdings vollständig darauf, diese alte Art zu eruieren (184, p. 247). Ob Greeff's Art zu *Hypsibius* (s. str.) *dujardini* oder der im vorstehenden beschriebenen *Isohypsibius*-Art gehört, oder einen unklaren Sammelbegriff für verschiedene Species (26, p. 31) darstellt, ist nicht zu entscheiden, weshalb der Name mit der unzulänglichen Beschreibung und Abbildung und den älteren Fundnotizen bei den Macrobiotidae incertae sedis aufgeführt wird (vgl. S. 542).

Vorkommen: Lappland (183, p. 33); Finnland (102, p. 12); Mittel-, Süd- und Westschweden (183, p. 33) ? Niederlande (72, p. XLV); Rheinprovinz (116, p. 190); Salzburg, 500 m (Marcus det.); Schweizer Alpen, bis 2329 m [125, p. 8; — die alpinen Fundorte von Heinis (56, p. 32 und 58, p. 777) beziehen sich auf *tetradactylus* vor Erscheinen der ersten Arbeit Thulin's]; Voralpen bei Freiburg-Schweiz (120, p. 8) Frankreich (125, p. 8).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *canadensis* (J. Murr.) (Fig. 327)

1910 *Macrobiotus canadensis* J. Murray 96, p. 171, tab. 21, fig. 61a—61d.
1928 *Hypsibius canadensis* E. Marcus 81, p. 191, fig. 234.
1928 *Isohypsibius canadensis* G. Thulin 184, p. 240.

Klein; hyalin, Augenpigment vorhanden. Meist unskulpturiert, glatt, manchmal aber auch in der hinteren Körperhälfte oder noch weiter rostralwärts, nie aber überall, mit feinen Papillen versehen. Mundröhre eng; Stilette von ihrer Spitze bis etwas über die Mitte hinaus gerade, dann plötzlich verbreitert und nach außen gekrümmt. Schlundkopf annähernd kugelig, etwas länger als breit, mit deutlichen Apophysen und drei kurzen, von vorn nach hinten an Größe zunehmenden Einlagerungen, die nur an den Ecken schwach gerundet, also im optischen Schnitt annähernd quadratisch sind. Die erste liegt längs

des Schlundkopflumens, fast parallel mit dessen Längsachse, die zweite und dritte divergieren leicht lateralwärts. Ein Komma fehlt oder ist sehr undeutlich. Die Krallen eines Beines sind untereinander sehr verschieden, bei der kleineren, vorderen, inneren divergiert der sehr viel längere Hauptast von dem basal nur kurz mit ihm vereinigten Nebenast unter einem weniger als 90° betragenden Winkel; bei der größeren, hinteren, äußeren divergieren die gleichfalls nur basal vereinigten Äste unter einem mehr als 90° betragenden Winkel. Der Hauptast dieser äußeren Kralle ist besonders dünn, fast borstenähnlich, wie bei *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri* (vgl. S. 511). Der Bau der Basalkralle kennzeichnet die Art jedoch als einen *Isohypsibius*, der vermutlich in diese zweite Artengruppe des Subgenus gehört.

Länge bis zu 225 μ, frischgeschlüpfte Junge 100 μ; Gelege von länglichen, schmalen Eiern (maximal 70 × 36 μ).

Die Art ist im Bau des Körpers wie der Krallen graziler als *H.* (*Isohypsibius*) *schaudinni*, bei dem überdies die Schlundkopfeinlagerungen in der Dorsal- oder Ventralaufsicht die gewöhnliche bogenförmige Anordnung zeigen.

Vorkommen: Britisch Columbia, Vancouverinsel, Victoria; Kanada, Rocky Mountains (96, p. 171).

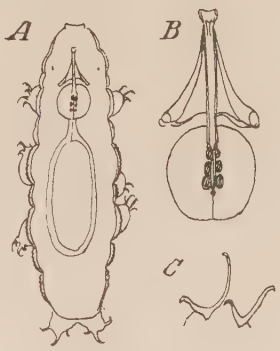


Fig. 327. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *canadensis*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen, ventral. (Nach 96.)

Hypsibius (*Isohypsibius*) *annulatus*-Gruppe

Kennzeichnung vgl. S. 474.

Hypsibius (*Isohypsibius*) *annulatus* (J. Murr.) (Fig. 328)

1905 *Macrobiotus annulatus* J. Murray 85, p. 691, tab. 3, fig. 14a—14c.
1928 *Hypsibius annulatus* E. Marcus 81, p. 184, fig. 227.
1928 *Isohypsibius annulatus* G. Thulin 184, p. 240.

Mittelgroß bis groß; blaßgelb mit braunem Magen. Augenpigment vorhanden. Die gesamte Körperoberfläche, mit Ausnahme des vorderen Teils des Kopfes und der distalen Partien der Beine, mit Papillen bedeckt, die als ziemlich große, runde, untereinander gleichartige Warzen ausgebildet sind, die in regelmäßigen, den Körper rings umgreifenden Reihen angeordnet sind. Ventral, wo Warzen sich gleichfalls finden, verliert sich die Regelmäßigkeit der Reihen. Zwei bis drei von diesen Reihen bilden dadurch einen gemeinsamen Ringel, daß die Warzen einander zugekehrt sind und gegen den nächsten Ringel ein etwas größerer Abstand besteht. Stilette kräftig, gekrümmt; Schlundkopf

beinahe ebenso breit wie lang, nahezu kugelig, 24 μ im Durchmesser, durch eine caudale Einziehung etwas herzförmig gestaltet; mit deutlichen Apophysen und zwei untereinander gleich langen, schmalen Stäben; kein Komma. Die beiden Krallen eines Beines von wenig verschiedener Größe; die Hauptäste beider mit auffallend feinen Nebenspitzen.

Länge bis zu 417 μ und mehr; Jugendformen 142 μ, ohne skulpturierte Cuticula, Augenpigment und Nebenspitzen an den Hauptästen der Krallen.

Für die Einordnung der Art in das Subgenus *Isohypsibius* waren für G. Thulin nach brieflicher Mitteilung die habituelle Ähnlichkeit mit *H.* (*I.*) *granulifer* und die namentlich am vierten Beinpaar langen, rechtwinkelig voneinander divergierenden Krallenäste bestimmend, wie

Fig. 328. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *annulatus*. A Tier mit Gelege (vgl. Text); B Schlundkopf; C Krallen, gepreßt. (Nach 85.)

sie auf J. Murray's Abbildung eines Tieres in der Dorsalansicht (90, tab. 7, fig. 2) erkennbar sind.

Von der Art berichtet J. Murray (85, p. 691), daß die Tiere mehrerer Generationen in Gefangenschaft ihre meist aus drei bis vier, selten aus fünf ovalen, etwa 67 μ langen Eiern bestehenden Gelege in der alten Cuticula mehrere Tage lang mit sich herumtragen, wie Fig. 328 A das darstellt. Der Autor meint, daß nach normaler, also mit dem Kopf zuerst erfolgter Befreiung aus der alten Cuticula die Tiere diese alte Cuticula aktiv aufheben, wobei ein Haufen kleiner Kügelchen (Warzen), dorsal in der Mitte des Vorderendes des Kopfes, als Kittdrüse für das Eigelege funktionieren könnte (91, p. 660). Da eine derartige, in ihrer Bedeutung übrigens vorläufig nicht erkennbare Brutpflege bisher von keiner andern Tardigradenspecies beobachtet worden ist, und auch *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *annulatus* zwar sehr häufig, aber keineswegs immer die Eier „trägt" (93, p. 675), scheint es mir viel wahrscheinlicher, daß die Tiere oft rückwärts aus ihrer alten Cuticula kriechen

mögen, wobei dann diese am Kopf kleben bleibt. Vielleicht hängt es mit der auch ventral warzigen Beschaffenheit der Cuticula zusammen, daß die Auskriechöffnung so hergestellt wird, daß die Hinterbeine zuerst die alte Haut verlassen. In jedem Fall bedarf dieses sehr interessante Verhalten noch der Aufklärung.

Vorkommen: Franz-Josephsland; Bäreninsel (93, p. 672, 673); ? Mittelschweden, im Wasser zwischen Algen [Det. dub.] (17, p. 142); Schottland (85, p. 691); Irland (99, p. 3); Niederösterreich, Hochmoor bei Lunz (81, p. 186); Neuseeland, Südinsel (96, p. 118).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *asper* J. Murr. (Fig. 329)

1906 *Macrobiotus asper* J. Murray 88, p. 329, tab. 2, fig. 5a—5e.
1928 *Hypsibius asper* E. Marcus 81, p. 183, fig. 224.
1928 *Isohypsibius asper* G. Thulin 184, p. 240.

Sehr groß; dunkelbraun, mit Augenpigment; Cuticula dorsal und lateral mit ziemlich großen, unregelmäßig verstreuten, halbkugeligen,

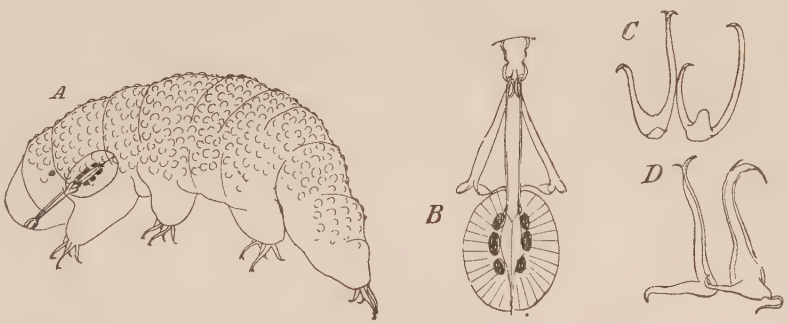


Fig. 329. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *asper*. A lateral; B Schlundkopf; C Krallen, ventral; D Krallen, lateral. (Nach 88.)

anscheinend weichen Höckern, die Ventralfläche und die Beine glatt. Stilette gekrümmt, Schlundkopf kurz-oval, bei einem kleinen Exemplar 50 μ lang, mit drei kurzen Stäben, die etwa zweimal so lang wie breit sind, und von denen der erste etwas kürzer als die beiden anderen ist; kein Komma. Krallen 24—34 μ lang, die des ersten Beinpaares am kürzesten; die des vierten am längsten; beide Krallen eines Beines nur wenig an Größe verschieden, die Hauptäste der inneren wie der äußeren fast doppelt so lang wie die Nebenäste und mit je einer, vermutlich mit zwei, feinen Nebenspitzen; am vierten Beinpaar die äußere oder hintere Kralle mit beträchtlich stärkerem Hauptast als die vordere oder innere.

Länge bis zu 600 μ.

Die Einordnung der Art in das Subgenus *Isohypsibius* nimmt G. Thulin, wie er mir brieflich mitgeteilt hat, namentlich auf Grund der langen, rechtwinkelig voneinander abstehenden Krallenäste (Fig. 329D) vor; die rechtwinkelige Krümmung der Basalkralle selber

ist in den verfügbaren Abbildungen nicht mit wünschenswerter Deutlichkeit zu erkennen. Quellungs- oder auch Schrumpfungserscheinungen lassen die Höcker bei der Konservierung bis auf eine polygonale Felderung verschwinden (153, p. 10).

Vorkommen: Südorkneyinseln (88, p. 329); Südgeorgien (153, p. 10).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *granulifer* (Thul.) (Fig. 330)

1928 *Isohypsibius granulifer* G. Thulin 184, p. 240, 251, fig. 23.

Mittelgroß; Körper gestreckt, hinter der Mitte seinen größten Durchmesser erreichend. Vorderkopf über der Mundöffnung relativ steil aufsteigend. Cuticula mit kleinen, nicht in Reihen angeordneten

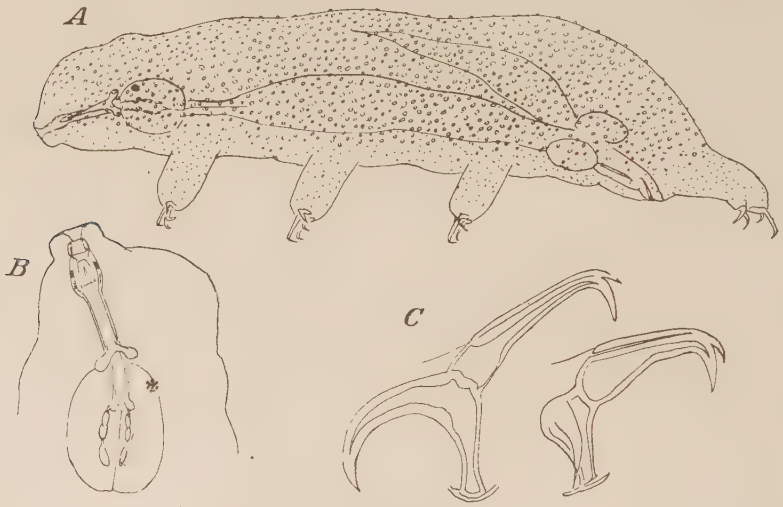


Fig. 330. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *granulifer*. A lateral; B Kopf, lateral (Granulation fortgelassen); C Krallen des vierten Beines, gepreßt. (Nach 184.)

Erhebungen versehen, die dorsal und lateral am größten, ventral und an den Extremitäten ganz winzig sind. Extremitäten lang und kräftig. Augenpigment vorhanden. Mundröhre mäßig weit, rostral mit leistenförmigen Muskelansatzvorsprüngen versehen und beim Eintritt in den Schlundkopf wenig gebogen. Schlundkopf kurz-oval. Jede Placoidenreihe aus drei kurzen Stäbchen bestehend, die mit einander und mit dem Mundrohrende durch cuticulare Ligamente vereinigt sind. Die Stäbchen jeder Reihe nehmen von vorn nach hinten an Größe zu, die beiden ersten sind einander genähert; Komma (Microplacoid) fehlt. Krallen groß, mit dünner Basalpartie und langen, von breiter Basis allmählich sich verjüngenden Ästen. Der Hauptast der Hinterkrallen gerade, nach rechtwinkeliger Biegung mit einer fast geraden Spitze endend; die Nebenäste ebenfalls winkelig gebogen.

Länge bis 405 μ. Eier glatt, oval, 41 × 52 bis 55 × 69 μ; zu sechs bis neun vereinigt in die abgestreifte Cuticula abgelegt.

Schlundkopflänge bei einem 400 μ langen Exemplar 94 ms, bei einem 342 μ langen 110 ms. Hinterkralle IV 56, bzw. 65 ms; Krallenlängenindex 1,30 : 1. Äußerer Durchmesser der Mundröhre 11,3 cph; Schlundkopfbreite 82 cph; Placoidenreihe 35 cph; erstes Placoid 7,4 × 4,5 cph, zweites 9,4 × 5,3 cph, drittes 13,2 × 5,6 cph.

Die Verbindung der Placoiden untereinander und mit der Mundröhre ist kein besonderes Merkmal dieser Art, sondern alle cuticularen Teile des Buccalapparates hängen bei allen Tardigraden untereinander zusammen. Freilich scheinen, nach THULIN's Abbildung (Fig. 330B) zu urteilen, bei *H.* (*I.*) *granulifer* die interplacoiden Teile der Cuticula verstärkt zu sein. Man könnte hierin eine Berechtigung sehen, die Placoiden der Eutardigraden auf die kontinuierlichen Schlundkopfleisten der Heterotardigraden zurückzuführen, wie ich das früher (78, p. 132) und hier in der Erörterung der Familie Macrobiotidae (vgl. S. 399—400) getan habe.

Von den beiden Arten der *H.* (*Isohypsibius*) *annulatus*-Gruppe mit skulpturierter Cuticula (*asper* und *annulatus*) steht *H.* (*I.*) *granulifer* dem *H.* (*I.*) *asper* am nächsten, da bei beiden Arten die Papillen verstreut sitzen. Auch finden sich bei *H.* (*I.*) *asper* gleichfalls drei Placoiden, sodaß nur der kurze Abstand zwischen erstem und zweitem Placoid und die besondere Größe des dritten den *H.* (*I.*) *granulifer* von *H. asper* unterscheidet. Der in den Abbildungen deutlich hervortretende habituelle Unterschied (vgl. Fig. 329A und 330A) kommt dadurch zustande, daß J. MURRAY seine Art als ventral und an den Beinen glatt beschrieben und abgebildet hat. Vielleicht hat J. MURRAY die winzigen Papillen, die THULIN für *H.* (*I.*) *granulifer* beschrieben hat, nicht gesehen. *H.* (*I.*) *annulatus* ist durch zwei Placoiden und in Reihen angeordnete Warzen deutlich von *H.* (*I.*) *granulifer* unterschieden.

Vorkommen: Südschweden, Lund, zwischen Moos in einem Teich des botanischen Gartens (184, p. 252).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *megalonyx* (THUL.) (Fig. 331)

? 1911 *Macrobiotus macronyx* J. HENNEKE 65, p. 727ff., textfig. 1—5.
1914 *Macrobiotus lacustris* W. VON WENCK 186, p. 490ff., tab. 37, fig. 23—38.
1928 *Hypsibius dujardini* [part.] E. MARCUS 81, p. 202, fig. 249A.
1928 *Isohypsibius megalonyx* G. THULIN 184, p. 240, 252.

Wird sehr groß; Cuticula glatt; Extremitäten lang. Augenpigment vorhanden. Mundöffnung von Lamellen [HENNEKE schreibt „Papillen"] umstellt; Mundhöhlenwand einheitlich, nicht aus ineinander geschobenen Ringen bestehend. Mundröhre mit leistenartigen Muskelansatzvorsprüngen. Schlundkopf jugendlicher Stücke fast kugelig, bei adulten

Tieren länglich-oval, mit kleinen Apophysen und zwei gleich langen, stabförmigen, bei erwachsenen Stücken in kurzem Abstand aufeinanderfolgenden Placoiden. Komma fehlt anscheinend. Krallen groß, mit langen, schlanken, nur basal ganz kurz vereinigten Ästen; die Hinterkralle offenbar wesentlich länger als die Vorderkralle. Hinterkralle des ersten Beinpaares beim Männchen mit kurzer, verdickter und hakenförmig gekrümmter Basalkralle.

Länge bis zu 900 μ, Männchen etwa halb so groß. Eier oval, glattschalig, in Gelegen bis zu 20 Stück und mehr in die alte Cuticula abgelegt.

Nicht ohne Bedenken folge ich der systematischen Autorität G. Thulin's bei der Auflösung meines *Hypsibius dujardini* (81, p. 202) in der hier dargestellten Weise. Aus keiner der Abbildungen Wanda

Fig. 331. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *megalonyx*. A lateral; B Schlundkopf. (Nach 186, verändert.)

von Wenck's, auch nicht aus der von Thulin besonders angeführten Fig. 26 (186, tab. 37), vermag ich mit Sicherheit zu erkennen, daß der Nebenast der Außenkralle rechtwinkelig von der Basalpartie entspringt und nicht in gerundetem Bogen als Fortsetzung dieser Basalpartie verläuft. Die Henneke'sche Art, deren Beschreibung ich zu der obenstehenden Diagnose mit herangezogen habe, faßt G. Thulin der leistenförmigen Muskelansatzvorsprünge wegen als *Isohypsibius* auf. Das Beispiel von *Hypsibius evelinae* (vgl. S. 464) lehrt aber, daß dieses Merkmal nicht unbedingt sicher leitet. Eigentlich nur, um spätere Untersucher beim Sammeln von Süßwassertardigraden zu genauer Identifizierung ihres Materials, namentlich zur Beachtung des Krallenbaues, anzuregen, habe ich mich entschlossen, aus den Darstellungen von zwei systematisch nicht geschulten Untersuchern, die vielleicht beide eine ganze Reihe von Arten vor sich gehabt haben, Thulin's neue Species mit einer theoretischen Diagnose zu versehen. Die älteren Arbeiten (164, 165; 40—42; 71) freilich möchte ich in die Diskussion über *Hypsibius dujardini* und *H.* (*Isohypsibius*) *megalonyx* nicht ein-

beziehen; KAUFMANN's *Macrobiotus dujardin* (68) gehört, wie schon erwähnt (vgl. S. 432), zu *Macrobiotus macronyx*.

Vorkommen: Süddeutschland, Mittelrhein bei Breisach (186, p. 469); ibid., bei Ludwigshafen (65, p. 722).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *tetradactyloides* (RICHT.) (Fig. 332)

1908 [07] *Macrobiotus tetradactyloides* F. RICHTERS 149, p. 294, tab. 19, fig. 32, 33; tab. 20, fig. 1—2.
1928 *Hypsibius tetradactyloides* E. MARCUS 81, p. 192, fig. 236.
1928 *Isohypsibius tetradactyloides* G. THULIN 184, p. 240.

Groß; plump; mit großen, oft länglichen Augenpigmentflecken; Stilette säbelförmig; Schlundkopf länglich-oval, mit Apophysen und von vorn nach hinten an Größe zunehmenden Körnchen. Krallen

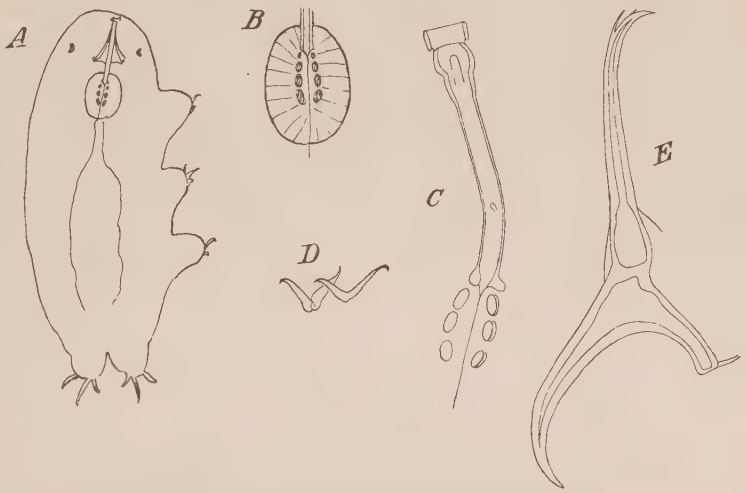


Fig. 332. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *tetradactyloides*. A dorsolateral; B Schlundkopf; C Mundröhre und Placoiden eines Jungtieres im Ei; D Krallen; E Hinterkralle des vierten Beines. (A, B, D nach 149; C, E nach THULIN.)

eines Beines untereinander gleich lang, bis 24 μ; Haupt- und Nebenast bei beiden nur wenig an Länge verschieden, basal ein erhebliches Stück weit vereinigt und von dort aus weit divergierend.

Länge 500 μ; Gelege von zwei bis acht glatten, ovalen, im größeren Durchmesser etwa 90 μ messenden Eiern.

THULIN's mir freundlicherweise zur Verfügung gestellte Abbildungen von Kralle und Mundröhre bestätigen seine Einordnung der Art bei *Isohypsibius*; übrigens nehmen die von ihm abgebildeten Placoiden eines Jungtieres im Ei (Fig. 332C) nicht von vorn nach hinten an Länge zu, wie das RICHTERS beschrieben und abgebildet hat, und wie es auch mein Oldenburger Material zeigt. Über die Beziehungen der Art zu *Hypsibius* (*? Isohypsibius*) *spec. 5* wird bei Erörterung dieser Art zu sprechen sein.

Vorkommen: Oldenburg, Ufer des Sager Meeres (81, p. 192); Rheinprovinz, Eifel (116, p. 191; 125, p. 9); Crozetinseln; Heardinsel (149, p. 294).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *augusti* (J. Murr.) (Fig. 333)

1907 *Macrobiotus angusti* [err. pro *augusti*] J. Murray 91, p. 660, tab. 4, fig. 25a bis 25d.
1907 *Macrobiotus augusti?* J. Murray 93, p. 675, tab. 2, fig. 13a, 13b.
1928 *Hypsibius augusti* E. Marcus 81, p. 194, fig. 239.
1928 *Isohypsibius Augusti* G. Thulin 184, p. 240.

Wird sehr groß; hyalin, mit bräunlichem Magen; Augenpigment fehlt. Mundröhre mit leistenförmigen Muskelansatzvorsprüngen. Schlundkopf kurz-oval, 75 μ lang, mit Apophysen und drei schmalen Stäben, ohne Komma; der mittlere Stab etwas kürzer als der erste und dritte. Krallen eines Beines an Länge wenig von einander verschieden, etwa 22 μ lang; beide mit zwei Nebenspitzen am Hauptast, der sehr viel länger als der Nebenast ist. Gemeinsame Basis beider Äste bei der kleineren Kralle bedeutend kürzer als bei der größeren Kralle; in dem mir vorliegenden Material freilich fast gleich lang.

Länge bis zu 757 μ; Gelege mit bis zu acht ovalen glatten Eiern (115 × 92 μ) in der Cuticula; eine ältere Angabe von 20—30 Eiern bezieht sich zwar auf unsicher determiniertes Material (156, p. 31, Anm.), aber, daß so große Gelege bei *augusti* vorkommen, zeigt mein Material vom Wannsee bei Berlin.

Daß die Vorder- und Hinterkralle so vollständig gleich lang sind, wie Murray sie abgebildet hat, ist nicht anzunehmen, da er auch sonst (vgl. Fig. 322C) heteronyche Krallen homonych gezeichnet hat, worauf G. Thulin mich brieflich hingewiesen hat. Mit Thulin möchte auch ich den *H.* (*I.*) *augusti*, namentlich auf Grund der ersten Abbildung der Kralle (Fig. 333E) bei *Isohypsibius* einordnen. Mir liegen Stücke vor, die ich mit *H.* (*Isohypsibius*) *augusti* identifizieren möchte, obwohl die Tiere Augenpigment besitzen, und die Mundröhre nicht so außerordentlich weit ist, wie J. Murray das gezeichnet hat (vgl. Fig. 333B). Die Vorder- und Hinterkralle sind tatsächlich fast gleich lang, der Hauptast der vorderen mißt, von dem Beginn der Basalpartie aus gemessen, 22 μ, der der hinteren 25 μ bei einem 400 μ langen Tier. Die gemeinsame Basalpartie bei beiden Krallen ist zipfelartig ausgezogen; beide Hauptäste tragen zwei Nebenspitzen. Die für *Isohypsibius* charakteristischen leistenförmigen Muskelansatzvorsprünge und die rechtwinkelig geknickte Basalkralle der Hinterkralle im Profil des Nebenastes zeigen die Figuren 333F bis 333H.

J. Murray ist durchaus berechtigt, seine Diagnose mit den Worten (dem Sinne nach) zu schließen: „Arten, die dieser großen Art besonders nahestehen, sind bis jetzt nicht bekannt". Wenn auch manche er-

wachsenen Stücke der Art ebenso wie Jungtiere (Fig. 333C) zwei Schlundkopfeinlagerungen, einen längeren und einen kürzeren Stab besitzen (93, p. 675), und Jungtiere von *Hypsibius dujardini* ausnahmsweise drei Schlundkopfeinlagerungen aufweisen, so schließt doch der durchaus verschiedene Bau der Krallen eine Identität beider Arten

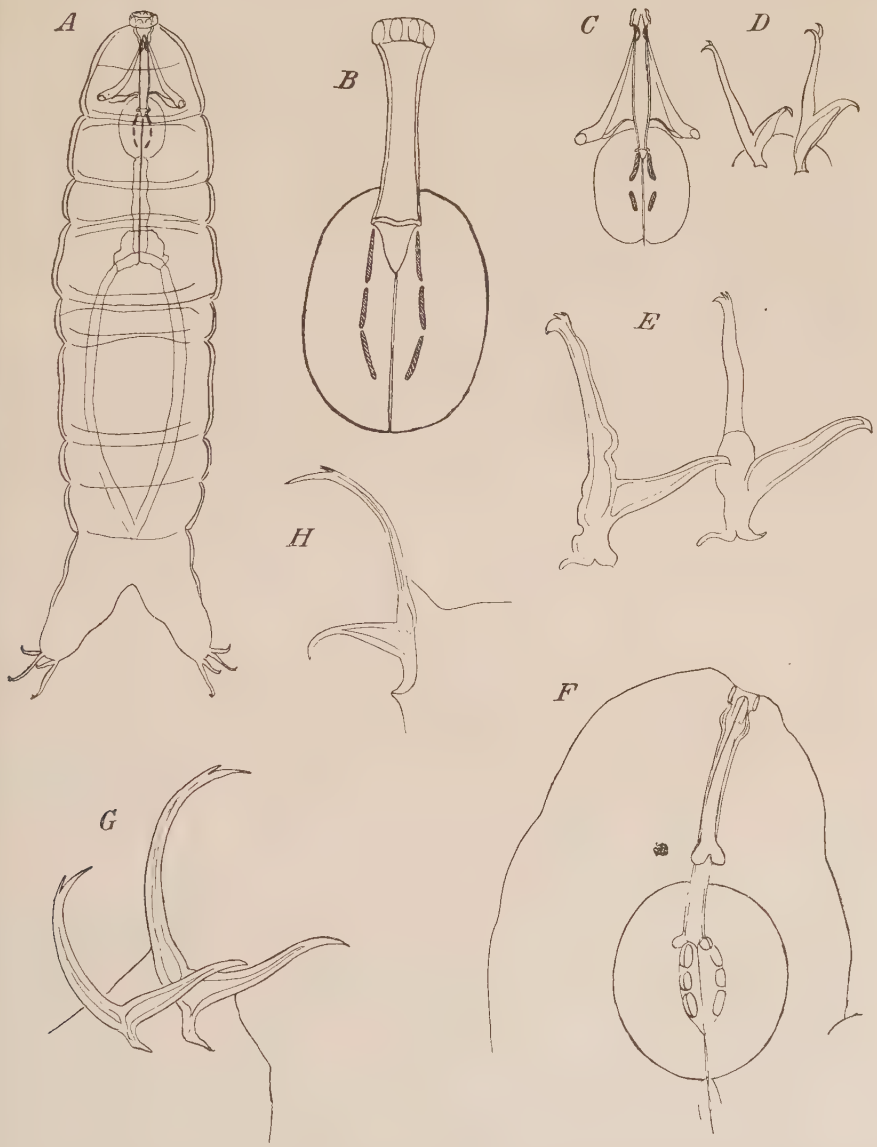


Fig. 333. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *augusti*. A dorsal; B Schlundkopf des adulten Tieres; C Schlundkopf des Jungtieres im Ei; D, E, G, H Krallen, G ungepreßt, Vorderkralle in Verkürzung gezeichnet, sodaß der Größenunterschied zwischen Vorder- und Hinterkralle größer aussieht, als er ist; H Hinterkralle des dritten Beines mit dem Nebenast genau im Profil; F Kopf, lateral. (A, C, E nach 91; B, D nach 93.)

aus. Richters' Bemerkungen über die schwere Unterscheidbarkeit beider Species (156, p. 32, Anm.) beweisen uns nur, daß wir seine Determination des Weimarer Materials als *augusti* nicht für sicher richtig ansehen dürfen. Die Art ist in *Sphagnum* oder geradezu im Wasser gefunden worden.

Vorkommen: Franz-Josephsland (93, p. 672, 675); Finnland (102, p. 13); Schottland (98, p. 89); Irland (99, p. 1, 11); in Tümpel am Wannsee bei Berlin (Marcus det.); ? Mitteldeutschland, Weimar (156, p. 31, Anm.); Frankreich (125, p. 15); Australien, Sydney (96, p. 141).

Hypsibius (*Isohypsibius*) *stenostomus* (Richt.) (Fig. 310, 334)

1908 *Macrobiotus stenostomus* F. Richters 151, p. 84.
1908 *Macrobiotus appelloefi* F. Richters 151, p. 84—85, fig. 4.
1928 *Hypsibius stenostomus* E. Marcus 81, p. 194, fig. 238.
1928 *Isohypsibius Appellöfi* G. Thulin 184, p. 240.

Groß; glatt; große Augenpigmentflecken vorhanden. Mundröhre kurz, etwa 3 μ weit, mit leistenförmigen Muskelansatzvorsprüngen. Schlundkopf oval, seine Länge zur Breite sich wie 5 : 4 verhaltend; mit Apophysen und drei Stäben (bei einem 544 μ langen Tier diese Stäbe 9, 6 und 8 μ lang), der letzte Stab manchmal mit dem Komma im Zusammenhang stehend. Die Krallen eines Beines untereinander sehr ungleich, Haupt- und Nebenast nur an der Basis verwachsen; Haupt- und Nebenast der kleineren Kralle untereinander etwa gleich lang, der Hauptast mit borstenartigen Nebenspitzen; Hauptast der größeren Kralle bis 35 μ lang, auch mit borstenartigen Nebenspitzen; wie bei vielen Arten ist der dünne Hauptast der äußeren Kralle proximal fast gerade, im weiteren Verlauf basalwärts durchgebogen und dann im letzten Drittel plötzlich scharf gekrümmt. Die Nebenäste beider Krallen und der Hauptast der inneren sind gleichmäßig von der Basis an gebogen. Daß diese Angabe von Richters für den Nebenast der Hinterkralle nicht gilt, sondern dieser in deutlichem rechten Winkel von der Basalpartie abbiegt, erhellt aus der mir von Thulin freundlichst zur Verfügung gestellten Figur (Fig. 310).

Fig. 334. *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *stenostomus*, lateral; nach Mikrophotographie. (Nach 151.)

Länge bis 550 μ; Gelege mit sieben glatten Eiern in der Cuticula sind gefunden worden.

Die Identität der beiden in der Synonymieliste genannten Species ist aus Richters' Darstellung (l. c. und 156, p. 35ff.) zu erkennen; der für das Simplexstadium verwendete Name ist prior und muß daher

als Speciesname gebraucht werden. Die Art ist die einzige bisher bekannte marine Eutardigradenart.

Vorkommen: Ostsee, Beltsee, bis 25,5 m Tiefe; Kieler Föhrde (151, p. 84; 156, p. 36, 37); Nordsee, bei Helgoland und bei Bergen (151, p. 84, 85; 156, p. 36, 37).

Hypsibius (*? Isohypsibius*) *spec. 5* [Spec. inquir.] (Fig. 335)

1906 *Macrobiotus spec.* J. Murray 88, p. 330, tab. 3, fig. 7a—7d.
1928 *Hypsibius spec. 5* E. Marcus 81, p. 183—184, fig. 225.

Wird sehr groß; anscheinend ohne Augenpigment. Im Bau des Buccalapparates und der Krallen dem *H.* (*Isohypsibius*) *asper* sehr ähnlich. Placoiden etwas länger und schmaler als bei der genannten

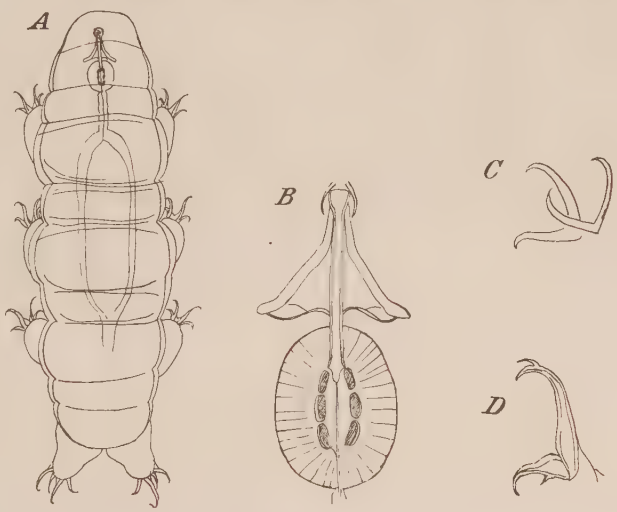


Fig. 335. *Hypsibius* (*? Isohypsibius*) *spec. 5.* A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen; D Hinterkralle, lateral. (Nach 88.)

Art, untereinander gleich lang. Die Art unterscheidet sich durch die genannten Abmessungen der Placoiden, durch das Fehlen des Augenpigmentes und eine vollständig glatte Cuticula von *H.* (*I.*) *asper.* Fehlen des Augenpigmentes, untereinander gleich große Placoiden, an Länge etwas verschiedene Vorder- und Hinterkrallen und vor allen Dingen der auffällige Längenunterschied von Haupt- und Nebenast (Fig. 335D) scheinen mir einer Vereinigung der *H. spec. 5* mit *H.* (*I.*) *tetradactyloides*, die Thulin vorgeschlagen hat (184, p. 240), entgegenzustehen. Auch die nahezu geraden, rostral mit plötzlichem Knick gebogenen Stilette, deren Furcae besonders weit lateralwärts abgespreizt sind, passen nicht recht zu *H.* (*I.*) *tetradactyloides*, bei dem freilich dieses Merkmal nicht recht zu erkennen ist. Eine dem

H. spec. 5 ähnliche, allerdings kaum halb so lange Form (250 μ) erwähnt Heinis (58, p. 778).

Länge 750 μ. Gelege von vier Eiern.

Vorkommen: Südorkneyinseln (88, p. 330); ? Alpen, Rhätikon, Lüner See, 1950 m [Det. dub.] (58, p. 778).

Hypsibius (*? Isohypsibius*) *indicus* (J. Murr.) (Fig. 336)

1907 *Macrobiotus indicus* J. Murray 92, p. 271, tab. 14, fig. 6a—6c.
1928 *Hypsibius indicus* E. Marcus 81, p. 184, fig. 226.

Sehr klein; Cuticula mit Warzen versehen, die in vielen, etwa 24 Querreihen angeordnet sind, jede Querreihe mit mehreren, etwa 8 Warzen. Schlundkopf fast kugelig, 18 μ im Durchmesser, mit deutlichen Apophysen und zwei runden Körnern; kein Komma. Die beiden, etwa 7 μ langen Krallen eines Beines an Größe wenig verschieden, Haupt- und Nebenast einen spitzen Winkel bildend.

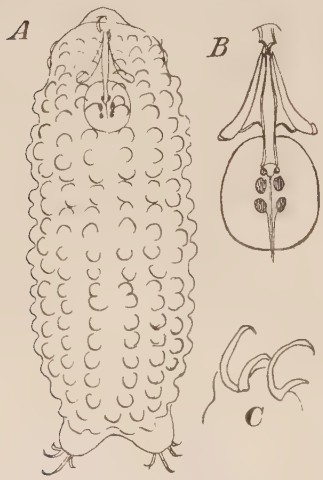


Fig. 336. *Hypsibius* (*? Isohypsibius*) *indicus*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen, lateral. (Nach 92.)

Länge ungefähr 150 μ; Gelege mit einem ovalen Ei, 42 × 30 μ.

Die kleineren und zahlreicheren Warzen und die viel größere Zahl von Querreihen unterscheiden die Art von *H.* (*Isohypsibius*) *tuberculatus* (vgl. S. 476). Dagegen sind bei *H.* (*Isohypsibius*) *annulatus* die Querreihen noch viel dichter und die Warzen wesentlich kleiner als bei *H. indicus*. *H. wibbelti* (vgl. S. 540) hat drei Placoiden und kleinere Warzen als *H. indicus*. Bei *H.* (*Calohypsibius*) *ornatus* f. *caelatus* finden sich zwischen den Warzen-Querreihen die als Reste der Stachelrippen aufgefaßten Linien.

Die Zugehörigkeit der Art zum Genus *Hypsibius* ist sicher, aber die subgenerische Einordnung kann in Ermangelung eines genauen Krallenbildes nicht mit Sicherheit erfolgen. Im allgemeinen zeichnet J. Murray *Isohypsibius*-Krallen in derselben Weise (vgl. Fig. 322 C, 323 C), wie er die für *H. indicus* abbildet. G. Thulin meint, die Art könnte auch zu *Calohypsibius* gehören (184, p. 246) und macht dafür die beiden körnchenförmigen Placoiden geltend. Mir scheinen die Krallen nach Größe, Schlankheit und kurzer Vereinigung von Haupt- und Nebenast nicht für *Calohypsibius* zu sprechen; vielleicht handelt es sich um nicht voll ausgewachsene Stücke, deren zugehörige alte Exemplare stäbchenförmige Placoiden haben, wie sie *H.* (*Isohypsibius*) *tuberculatus*, *annulatus* und andere Arten dieses Subgenus besitzen. Auch

die Größe der gefundenen Stücke und die geringe Zahl von Eiern im Gelege lassen vermuten, daß es sich nicht um voll erwachsene Exemplare handelt.

Vorkommen: Himalaja (92, p. 271); Britisch Ostafrika (100, p. 143).

3. Subgenus. *Hypsibius* (sensu stricto). Thulin 1928.

Krallen vom dritten Typus (vgl. S. 465—466); Mundröhre kurz.

Für sechs von Thulin untersuchte Arten dieses Subgenus sind hakenförmige Muskelansatzvorsprünge am Rostralteil der Mundröhre festgestellt worden. Daß dieses Merkmal nicht für alle *Hypsibius* (s. str.) zutrifft, beweist der nach dem Bau der Krallen hierher gehörige *H. evelinae* (vgl. S. 464). Zur Kennzeichnung des Subgenus ist außer dem Bau der Krallen auch die Kürze der Mundröhre notwendig, da bei der Untergattung *Diphascon* gleichfalls Krallen vom dritten Typus vorliegen. Als Typus der Untergattung *Hypsibius* (s. str.) hat G. Thulin den *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri* bezeichnet (184, p. 240). Ich schließe an diese Untergattung als *Hypsibius*-Species alle diejenigen Arten an, die benannt oder nicht benannt, als sicher zur Gattung *Hybsibius* gehörig erkennbar sind, aber zu keiner der Thulin'schen, hier als Subgenera bezeichneten Gruppen mit einigermaßen großer Wahrscheinlichkeit gestellt werden können.

Anzahl der Species des Subgenus *Hypsibius* (s. str.) 14.

Anzahl der außerdem zum Genus *Hypsibius* gehörigen Species 12, davon 10 unsichere.

Hypsibius (s. str.) *dujardini* (Doy.) (Fig. 337)

1838 *Le Tardigrade* F. Dujardin 30, p. 181—185, tab. 2, fig. 4—7.
1840 *Macrobiotus Dujardin* L. Doyère 27, p. 288.
1851 *Macrobiotus lacustris* F. Dujardin 31, p. 163.
1904 *Macrobiotus tetradactylus* F. Richters 140, p. 501.
1905 *Macrobiotus islandicus* J. Murray 85, p. 690, tab. 3, fig. 12a—12c.
1907 *Macrobiotus sp.* J. Murray 93, p. 675.
1910 *Macrobiotus breckneri* F. Richters 157, p. 9, fig. 3.
1911 *Hypsibius Dujardin* G. Thulin 183, p. 33, fig. 17—17b.
1915 [14] *Macrobiotus ursellus* P. della Valle 26, p. 12, tab. 8, fig. 1—8.
1917 *Macrobiotus breckneri* F. Heinis 61, p. 95.
1928 *Hypsibius dujardini* [part.] E. Marcus 81, p. 202, fig. 249B, 249C.
1928 *Hypsibius Dujardini* [part.] G. Thulin 184, p. 240.

Mittelgroß bis groß; hyalin; meist mit Augenpigment. Mundöffnung ventralwärts gerichtet; Mundröhre eng (etwa 2 μ), kurz; mit hakenförmigen Muskelansatzvorsprüngen. Stilette nur schwach gebogen, mit besonders kräftiger, gespreizter Furca. Schlundkopf oval, mit Apophysen und zwei Stäben. Diese sind annähernd gleich lang, oder der erste steht zum zweiten etwa im Verhältnis 3 : 2. Komma vor-

handen. Krallen eines Beines von sehr verschiedener Länge, der Hauptast der größeren bis zu 17 μ lang; beide Krallen nur am Grunde verwachsen, also mit kurzer Basalpartie und langen Ästen und bei beiden der Hauptast mit zwei Nebenspitzen versehen.

Länge gewöhnlich bis zu 500 μ; Gelege von 3—30 (42, p. 494) glatten, im größten Durchmesser 65—75 μ langen Eiern (DELLA VALLE 26, p. 16 schreibt 88 × 72 μ) in der Cuticula.

Freilich sind die hier zitierten Angaben v. ERLANGER's bezüglich der Specieszugehörigkeit nicht sicher. Bei seinen (40—42), RYWOSCH's (164, 165) und LAUTERBORN's (71) Tieren könnte es sich auch um *H.* (*Isohypsibius*) *megalonyx* handeln. Ebenso ist es unsicher, ob der sekundäre Sexualcharakter des Männchens, der bei *H.* (*I.*) *megalonyx* (vgl. S. 490) beschrieben worden ist, sich auch bei *H.* (s. str.) *dujardini* findet. Von dieser neueren Aufspaltung abgesehen, ist *H. dujardini* vermutlich oft mit anderen Arten des süßen Wassers, namentlich wohl mit *Macrobiotus macronyx* verwechselt worden. Von der neueren Synonymie enthält die vorstehende Liste diejenigen Formen, welche sicher auf *H. dujardini* zu beziehen sind. Über diese Liste hinausgehend den *Hypsibius* (s. str.) *murrayi* (vgl. S. 500) und namentlich den durch den Bau der Innenkralle deutlich unterschiedenen *H.* (s. str.) *convergens* (vgl. S. 501) in die Synonymie des *H. dujardini* einzubeziehen, wie THULIN (184, p. 240) das will, scheint mir nicht richtig zu sein, da sonst der ohnehin in der Literatur nicht eindeutig festgelegte *H. dujardini* wieder zur unklaren Sammelart wird. Innerhalb der Variationsbreite der Placoidenproportionen des *H. dujardini* kommen kürzere und breitere Stäbe vor, die THULIN namentlich bei Tieren aus Landmoosen gefunden zu haben angibt (184, p. 247); er spricht deshalb von einer Landform des *H. dujardini* (Fig. 337 D), zu der unter anderen auch die in der Synonymieliste angeführten *tetradactylus*-Stücke (140, p. 501)

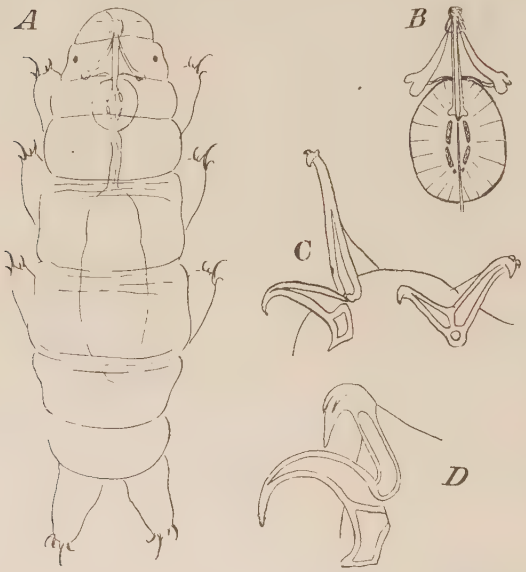


Fig. 337. *Hypsibius* (s. str.) *dujardini*. A dorsal; B Schlundkopf;, C Krallen, ventral; D Hinterkralle des vierten Beines der „Landform" mit dem Nebenast genau im Profil. (A nach 85, verändert; B, C nach 183; D nach THULIN.)

gehören. Nach der mir freundlichst übersandten Profilansicht der Hinterkralle dieser „Landform" darf nicht der Hauptast bei ihr für kürzer und dicker gehalten werden, als bei der „Wasserform", da derartige Profilbilder, in denen der Hauptast schief zur Projektionsebene steht, nicht die richtigen Längenverhältnisse zwischen den beiden Krallenästen wiedergeben. Die Bedeutung derartiger Profilbilder liegt vielmehr, wie bereits erwähnt, darin, daß nur sie über die Rechtwinkeligkeit oder den bogenförmigen Verlauf der Basalkralle genauen Aufschluß geben.

Eine, namentlich die ältere Literatur berücksichtigende Synonymieliste hat P. DELLA VALLE (26, p. 12) zusammengestellt. Er hält O. F. MÜLLER's *Acarus ursellus* (83) für hierher gehörig, während J. MURRAY (96, p. 91) diese Art auf *Macrobiotus hufelandii* bezieht. Ich möchte zu dieser Frage nicht Stellung nehmen, denn es scheint mir, daß der Tardigradenforschung wichtigere Aufgaben, auch in systematischer Hinsicht, warten, als es die Diskussion der alten, doch nicht endgültig zu klärenden Synonymie ist. Wäre C. G. EHRENBERG's *Trionychicum ursinum* (34, p. 710) tatsächlich dieselbe Art, wie *Hypsibius dujardini*, wie es DELLA VALLE (l. c.) aus den Größenangaben der Autoren schließen will, so müßte dieser von THULIN mit Recht als ungeeignet abgelehnte Name (183, p. 28) an Stelle des nunmehr stabilisierten *Hypsibius* treten. Da *Trionychicum ursinum* indessen in seiner Genus- wie Specieszugehörigkeit unkenntlich ist, hat eine Umnennung des Genus *Hypsibius* zu unterbleiben. Da C. URBANOWICZ (185, p. 137) nicht angibt, weshalb sie *Macrobiotus breckneri* noch als selbständige Species anführt, ist anzunehmen, daß ihr das Ergebnis von THULIN's Nachuntersuchung (183, p. 24) entgangen ist, wie auch ihr Literaturverzeichnis beweist. Zu *Hypsibius dujardini* gehört auch die irrtümlich als *Macrobiotus islandicus* beschriebene Art (85, p. 690), der auch Stücke aus Spitzbergen und Franz-Josephsland (93, p. 675) und wahrscheinlich auch niederösterreichisches Material (15, p. 280) zuzuzählen sind. Eine Neubenennung (125, p. 16, Anm. 2) der von A. TH. VON GOËS erwähnten Art von Spitzbergen (46, p. 18) kommt nicht in Frage, da jener Autor nichts anderes angibt, als daß seine Stücke dem *Macrobiotus dujardini* nahe stünden.

In seltenen Ausnahmefällen sollen bei *Hypsibius dujardini*, namentlich bei jungen Stücken, drei Schlundkopfeinlagerungen vorkommen (156, p. 32, Anm.; 56, p. 44). Bei Größenangaben für die Art bis zu 900 μ (186, p. 491) handelt es sich, wenigstens in dem zitierten Falle, nicht um *H. dujardini* in seiner heutigen Abgrenzung, sondern um *H.* (*I.*) *megalonyx*. In anderen Fällen mögen Verwechselungen mit den gleichfalls größeren Arten *H.* (*I.*) *augusti* oder vielleicht gar mit *Macrobiotus macronyx* vorliegen. Es ist unmöglich, eine exakte Determination von Eutardigraden nach dem Vorkommen im Süßwasser von Anfang

an auf einen bestimmten Kreis von Species einschränken zu wollen. Die Art kommt im allgemeinen im Süßwasser, aber auch in feuchten Landmoosen vor.

Vorkommen: Franz-Josephsland (93, p. 675); Spitzbergen (140, p. 501; 93, p. 675; 156, p. 31); Norwegen (140, p. 501); Finnland (102, p. 13); Lappland; Südschweden (183, p. 34); Schottland (85, p. 690; 98, p. 94); Irland (99, p. 3); Niederlande (72, p. XLV); Mitteldeutschland, Weimar (129, p. 390); Mitteldeutschland, Taunus (138, p. 63; 156, p. 30); Ostdeutschland, Sudeten bei Reinerz (O. Harnisch, Zool. Jahrb. Syst. vol. 51, 1925, p. 56); Mittelrhein, bei Mannheim [Det. dub.] (41, p. 772; 42, p. 492); Süddeutschland, Schwarzwald (56, p. 32); Schweizer Jura (56, p. 32; 60, p. 83); Schweizer Alpen, bis 2028 m (56, p. 32); Rhätikon, Lüner See, 1950 m (58, p. 777); Niederösterreich, Bach bei Lunz [Det. dub.] (15, p. 280); Karpathen, Bulea-See, 2300 m (157, p. 9); Frankreich, bei Paris und Fontainebleau (27, p. 289; 31, p. 163); Grotte bei Triest (61, p. 95); Norditalien, bei Padua (182, p. 1); Süditalien, Kratersee von Astroni (26, p. 16); ? Crozetinseln; ? Kerguelen; ? Heardinseln [nach 140, p. 501 zu schließen, gehören diese für *Macrobiotus tetradactylus* Greeff aufgeführten Fundorte zu *Hypsibius* (s. str.) *dujardini*] (137, p. 238).

Hypsibius (s. str.) *murrayi* (Richt.) (Fig. 338)

1908 [07] *Macrobiotus Murrayi* F. Richters 149, p. 295, tab. 19, fig. 36, 37, tab. 20, fig. 3.
1911 *Macrobiotus Murrayi* F. Richters 161, p. 14.
1928 *Hypsibius murrayi* E. Marcus 81, p. 204, fig. 251.

Sehr groß; Augenpigment vorhanden oder fehlend; Schlundkopf oval, mit zwei Stäben, deren erster sich zum zweiten wie 4 : 3 verhält; der erste Stab gelegentlich, aber selten, gebrochen. Kein Komma.

Fig. 338. *Hypsibius* (s. str.) *murrayi*. A gequetschtes Tier, nach Mikrophotographie; B Schlundkopf; C Krallen. (Nach 149.)

Krallen eines Beines sehr verschieden; die vordere innere mit basal eine Strecke weit verwachsenen, fast gleich langen Ästen, die hintere äußere mit fast geradem, nur an der äußersten Spitze gekrümmtem Hauptast.

Länge etwa 600 μ; Gelege von zwei bis sechs glatten Eiern, im Durchmesser 81 μ (in der Originaldiagnose steht, zweifellos verdruckt, 18 μ) in der Cuticula.

Die von J. Murray (89, p. 94) betonte Ähnlichkeit der Species mit *Hypsibius dujardini* ist zweifellos vorhanden, doch lassen sich auch Unterschiede finden, und ich möchte daher nicht mit G. Thulin (184, p. 240) beide Arten synonym setzen. Weniger liegen diese Unterschiede im Längenverhältnis der Schlundkopfeinlagerungen zueinander, als in der annähernd gleichen Größe von Haupt- und Nebenast der vorderen, kleineren Kralle bei *H. murrayi*, die freilich in der Abbildung (Fig. 338C) nicht zum Ausdruck kommt, gegenüber der sehr verschiedenen Länge der Äste auch dieser Kralle bei *Hypsibius* (s. str.) *dujardini*. Richters' Angabe wird freilich, außer durch die Figur, auch durch die sonstige Beschreibung der Krallen beeinträchtigt, da Richters die Hinterkrallenäste für basal getrennt hält, ein Charakter, der sich bei keinem Angehörigen der Familie der Macrobiotidae findet.

Da Richters nur totes Material vor sich hatte, kann seine hier nicht reproduzierte Darstellung eines mit dem Vorderkörper in einem Gelege steckenden Tieres (149, tab. 20, fig. 3) ebensowenig für eine bei den Tardigraden vorhandene Brutpflege in Anspruch genommen werden, wie das „Tragen" der Gelege, wie es von *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *annulatus* (vgl. S. 486) beobachtet worden ist.

Vorkommen: Spitzbergen; Novaja Semlja (161, p. 14); Crozetinseln, Possessioninsel (149, p. 295).

Hypsibius (s. str.) *convergens* (Urbanowicz) (Fig. 339)

1925 *Macrobiotus convergens* C. Urbanowicz 185, p. 139, tab. 5, fig. 2 [Nr. fehlt auf der Tafel], fig. 4—7, tab. 6, fig. 9, 11.
1928 *Hypsibius convergens* E. Marcus 81, p. 205, fig. 252.

Wird mittelgroß; weißlich-hyalin, Augenpigment vorhanden; Mundröhre ziemlich eng (26 μ lang; 1,7 μ weit), leicht ventralwärts gebogen, mit hakenförmigen Muskelansatzvorsprüngen. Schlundkopf länglich-oval, 24 μ lang, 18 μ breit, mit Apophysen und Schlundkopfeinlagerungen wie bei *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri*; das Längenverhältnis des ersten zum zweiten Korn wie 3 : 2; kein Komma. Krallen eines Beines sehr verschieden lang; Nebenast der größeren Kralle länger als die Basis; der Hauptast 10 μ lang. Nebenast der kleineren, vorderen Kralle ebenso lang wie die Basis, bei *Hypsibius oberhaeuseri* (vgl. S. 511) ist der Nebenast der größeren Kralle kürzer als die Basis.

Länge bis 400 μ; Gelege von 1—7 glatten, kugeligen (Durchmesser 45—54 μ) Eiern in der Cuticula.

Bei dieser erst kürzlich in die Literatur eingeführten Species sei die Selbständigkeit durch eine kurze Übersicht der wichtigsten trennenden Merkmale belegt. *Hypsibius* (s. str.) *pallidus* unterscheidet sich von *Hypsibius* (s. str.) *convergens* durch kugeligen Schlundkopf und gleichlange Einlagerungen, sowie durch längere Basalpartie der äußeren, größeren und kürzere der inneren, kleineren Kralle; *Hypsibius* (? s. str.)

heinisi hat eine skulpturierte Eischale (vgl. S. 516) und auch eine kürzere Basalpartie der kleineren Kralle; *Hypsibius* (s. str.) *dujardini* (vgl. S. 497) hat ein Komma, und die Äste der kleineren, inneren Kralle nur an der Basis ganz kurz vereinigt; bei *Hypsibius mertoni* (vgl. S. 520) sind, soweit dieser überhaupt als bekannt gelten darf, der Schlundkopf kugelig und Schlundkopfeinlagerungen und Krallen anders gebaut; bei *Hypsibius* (s. str.) *murrayi* (vgl. S. 500) und *H. paraguayensis* (vgl. S. 521) sind Haupt- und Nebenast der inneren, vorderen, kleineren Kralle gleich lang, und bei *Hypsibius* (s. str.) *samoanus* sind beide Krallen nur ganz tief an der Basis vereinigt. Zweifellos ist die Art oft mit anderen, namentlich mit *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri* verwechselt worden; nach meinen bisherigen Erfahrungen ist sie, jedenfalls in Norddeutschland, einer der häufigsten Hypsibien. Es ist jedoch nicht angängig, alle Literaturstellen, an denen von unpigmentierten *Hypsibius oberhaeuseri* gesprochen wird (185, p. 133), auf *Hypsibius convergens* zu beziehen, da junge Stücke des erstgenannten kein Pigment besitzen, und auch Verwechslungen mit *Hypsibius* (s. str.) *pallidus* vorliegen können. Der Bau der Hinterkralle ist bei *H.* (s. str.) *convergens* und *H.* (s. str.) *dujardini* derselbe, aber die Vorderkralle des ersten mit ihrem kurzen Nebenast und der langen Basalpartie schließt meines Erachtens eine Vereinigung beider Arten aus, die G. Thulin (184, p. 240) vorgeschlagen hat. Über Beziehungen zu *H. microps* vgl. S. 509.

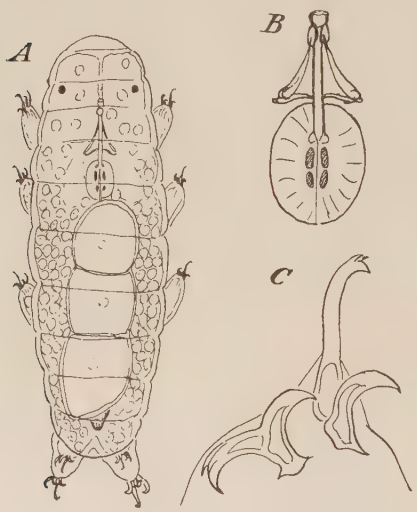


Fig. 339. *Hypsibius* (s. str.) *convergens*. A Häutungsstadium, dorsal; B Schlundkopf; C Krallen des vierten Beines, ventral. (A, B nach 185.)

Vorkommen: Helgoland (77, p. 335); Mecklenburg; Hiddensoe bei Rügen (Ostsee); bei Berlin und in der Stadt (Dach des Zoolog. Univers.-Instituts); Mark Brandenburg; Saaletal, Kösen (81, p. 206); nordöstliches Polen, Wilna (185, p. 140); Vorarlberg, Vallüla, 2800 m; Nordamerika, U. S. A., an den Niagarafällen (81, p. 206).

Hypsibius (s. str.) *zetlandicus* (J. Murr.) (Fig. 340)

1907 *Macrobiotus zetlandicus* J. Murray 91, p. 659, tab. 4, fig. 24a—24d.
1928 *Hypsibius zetlandicus* E. Marcus 81, p. 200, fig. 246.
1928 *Hypsibius zetlandicus* G. Thulin 184, p. 241.

Groß; braun; Augenpigment vorhanden. Stilette gerade, sehr gedrungen, mit breiter, kräftiger Furca; Schlundkopf kurz-oval, mit

Apophysen und zwei kurzen, breiten Einlagerungen, die in der Mitte von der dem Schlundkopflumen abgekehrten Seite, also von außen her, tief eingekerbt sind; kein Komma. Krallen eines Beines verschieden lang, aber beide lang und kräftig, Haupt- und Nebenast mit ziemlich langer gemeinsamer Basis; der Hauptast der größeren Kralle 30 μ lang, mit zwei Nebenspitzen.

Länge bis zu 580 μ; glatte, elliptische (94 × 75 μ), in die Cuticula abgelegte Eier.

Die Einordnung dieser Art in das Subgenus *Hypsibius* (s. str.) hat G. Thulin auf Grund der Abbildung der Krallen (Fig. 340C) vorgenommen. Bei dieser Art hat J. Murray lebende Junge im Körper des Muttertieres angetroffen; dieser bisher erst dies eine Mal beobachtete Fall ist, wie auch J. Murray sagt, wahrscheinlich durch eine anomale Behinderung der Eiablage zustande gekommen.

Vorkommen: Spitzbergen (91, p. 659); Finnland (102, p. 14); Shetlandinseln (91, p. 644, 659); Schottland (91, p. 659; 98, p. 89).

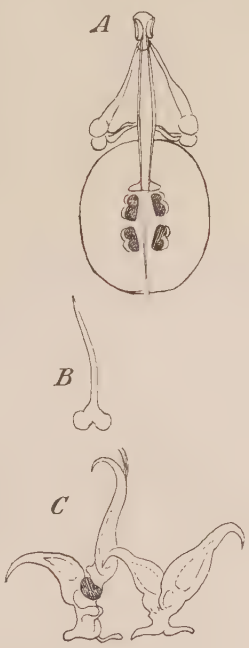


Fig. 340. *Hypsibius* (s. str.) *zetlandicus*. A Schlundkopf; B Stilett, lateral; C Krallen, ventral. (Nach 91.)

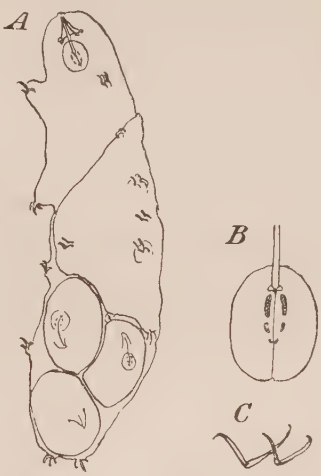


Fig. 341. *Hypsibius* (s. str.) *samoanus*. A Tier mit Gelege, gequetscht; B Schlundkopf; C Krallen. (Nach 150.)

Hypsibius (s. str.) *samoanus* (Richt.) (Fig. 341)

1908 *Macrobiotus samoanus* F. Richters 150, p. 209, tab. 17, fig. 12—12b.
1928 *Hypsibius samoanus* E. Marcus 81, p. 206, fig. 253.
1928 *Hypsibius samoanus* G. Thulin 184, p. 241.

Klein; hyalin, ohne Augenpigment; Stilette kräftig, 15 μ lang, mit starker Furca; Schlundkopf oval, mit Apophysen und zwei Stäben,

von denen der erste um ein Drittel länger als der zweite ist, außerdem ein Komma. Die beiden Krallen eines Beines deutlich verschieden lang, bei beiden der Haupt- und der Nebenast nur an der Basis vereinigt und unmittelbar von dort aus weit divergierend; der Hauptast der größeren Kralle 8 μ, der der kleineren 6 μ lang.

Länge etwa 260 μ; ein Gelege von drei im größeren Durchmesser 48 μ langen, glatten Eiern in der Cuticula.

Die in der Originaldiagnose als nahestehend bezeichneten Arten sind *Hypsibius tetradactyloides* und *H. tetradactylus*. Von diesen fällt der erste als eine *Isohypsibius*-Art der *annulatus*-Gruppe mit drei Macroplacoiden für einen Vergleich fort. Die zweite Art ist von Richters offenbar für das angesehen worden, was ich mit G. Thulin als landmoosbewohnende Form von *H.* (s. str.) *dujardini*, im systematischen Sinne also als *H. dujardini* bezeichne (vgl. S. 498—499). Die Verschiedenheit in der Länge von Vorder- und Hinterkralle der Originalbeschreibung kommt in der Abbildung ebensowenig zum Ausdruck, wie die Übereinstimmung der Krallenäste der Vorderkralle bei *H.* (s. str.) *murrayi*. Der allgemeine Habitus der Krallen und die Beschreibung, sowie die Placoiden der Art passen sehr gut zu *H. dujardini*; höchstens könnte man den ersten bei *H. samoanus* etwas größeren Schlundkopfstab als unterscheidendes Merkmal anführen. Ich möchte den *H. samoanus* nicht wie früher mit *H. convergens* (81, p. 207), sondern vielmehr der kurzen Basalpartien beider Krallen wegen mit *H. dujardini* identifizieren.

Vorkommen: Samoa (150, p. 209).

Hypsibius (s. str.) *antarcticus* (Richt.) (Fig. 342)

1904 *Macrobiotus antarcticus* F. Richters 137, p. 238, 239.
1908 [07] *Macrobiotus antarcticus* F. Richters 149, p. 296, tab. 19, fig. 30, 31, tab. 20, fig. 9—11.
1928 *Hypsibius antarcticus* E. Marcus 81, p. 207, fig. 254.
1928 *Hypsibius antarcticus* G. Thulin 184, p. 241.

Mittelgroß; hyalin, Augenpigment vorhanden. Stilette säbelförmig. Schlundkopf länglich oval, mit zwei leicht gekrümmten, zarten Stäben, deren erster etwas länger als der zweite ist, und die zusammen noch nicht bis zur Mitte des Schlundkopfes reichen; kein Komma. Krallen eines Beines verschieden gebaut; Haupt- und Nebenast der kleineren, vorderen Kralle ein kleines Stück weit vereinigt und beide etwa gleich lang; Haupt- und Nebenast der größeren, hinteren Kralle basal nur am Grunde vereinigt, von da aus sofort weit divergierend und beide verschieden lang; der Hauptast ca. 15 μ lang und, wie bei vielen Arten, proximal auf weiter Strecke gerade, distal nur an der Spitze kurz gekrümmt. Die Eier kugelförmig, 80 μ im Durchmesser, frei abgelegt, mit glatter, von feinen Poren durchsetzter Schale, die klebrig sein

soll und ein Anhaften der Eier an Moosblättchen und anderem ermöglichen soll.

Länge 336 μ.

Die Einordnung dieser Art bei *Hypsibius* (s. str.) hat G. Thulin auf Grund des Baues der Krallen, wie er auf der Mikrophotographie (149, tab. 20, fig. 10) zum Ausdruck kommt, vorgenommen. Bezüglich der Angabe der Originaldiagnose, daß ein Krallenpaar getrennt sei — gemeint sind Haupt- und Nebenast der größeren Kralle — gilt das bei Besprechung des *Hypsibius* (s. str.) *murrayi* Gesagte (vgl. S. 501). Richters hat bei dieser Art den cephalen Zusammenhang eines Jungtieres mit einem zerdrückten Ei beobachtet, und daraufhin von einem regelmäßigen Rückwärtsausschlüpfen der Tardigraden gesprochen,

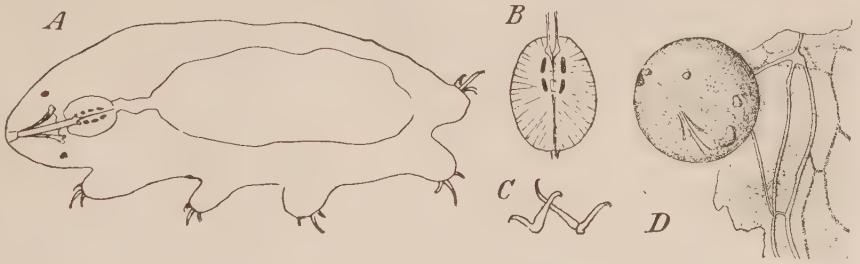


Fig. 342. *Hypsibius* (s. str.) *antarcticus*. A dorsolateral; B Schlundkopf; C Krallen; D Ei an einem Moosblatt klebend. (Nach 149.)

wobei „die Eischale entschieden leichter durch die Krallen des vierten Beinpaares als durch die stumpfe Schnauze zum Sprengen gebracht" werden soll. Dieser, auf abgestorben vorliegendes Material gegründete Befund ist in seiner Deutung zweifelhaft, und die an ihn geknüpfte Verallgemeinerung sicher unrichtig; die Tardigradenjungtiere bohren die Eischale mittels ihrer Stilette an und verlassen die Eischale vorwärtskriechend.

Vorkommen: Mittelschweden (17, p. 141); Antarktis, Gaußberg, Lat. 66° 50,5′ S. (137, p. 238).

Hypsibius (s. str.) *arcticus* (J. Murr.) (Fig. 343)

1907 *Macrobiotus arcticus* J. Murray 93, p. 677, tab. 1, fig. 5a—5f.
1910 *Macrobiotus arcticus* J. Murray 96, p. 96, tab. 14, fig. 2a—2f.
1928 *Hypsibius arcticus* E. Marcus 81, p. 211, fig. 258.
1928 *Hypsibius arcticus* G. Thulin 184, p. 241.

Groß; Jungtiere hyalin, alte pigmentiert; Augenpigment vorhanden. Stilette kräftig gekrümmt. Mundröhre eng, nach dem Schlundkopf zu erweitert, rostral mit hakenförmigen Muskelansatzvorsprüngen. Schlundkopf kurz-oval, mit kurzen Apophysen und zwei länglichen Stäben in jeder Reihe; der erste Stab ist etwa dreieinhalb mal so lang

wie breit und etwas länger als der zweite, der maximal dreimal so lang wie breit ist. Kein Komma. Bei Jungtieren sind die Stäbe breit, rund oder fast quadratisch. J. Murray hat bei dieser Art manchmal grüne oder tiefblaue Mitteldarm(Magen)-Zellen gefunden, jedoch liegt hierin kein Artcharakter. Beide Krallen eines Beines groß, aber sehr verschieden gebaut; die kleinere (vordere innere) mit annähernd gleichgroßem Haupt- und Nebenast, die eine gemeinsame Basalpartie von beträchtlicher Länge haben; die größere (hintere äußere) zwar gleich-

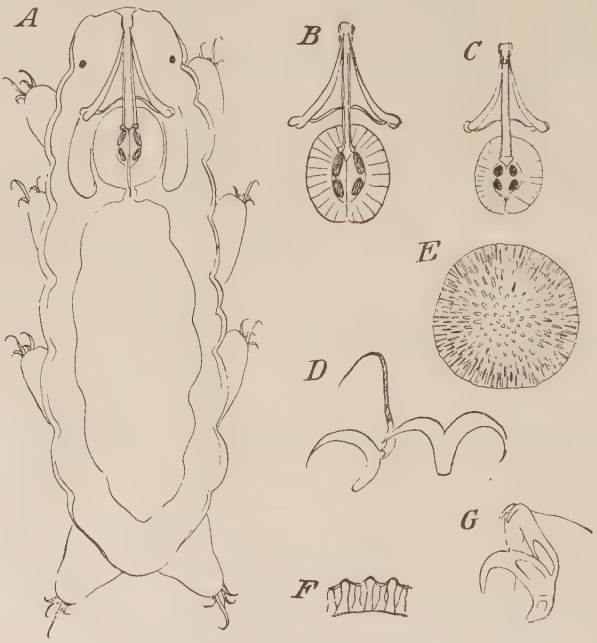


Fig. 343. *Hypsibius* (s. str.) *arcticus*. A dorsal; B Schlundkopf des adulten Tieres; C Schlundkopf des frisch geschlüpften Tieres; D Krallen des erwachsenen Tieres; E Ei; F Außenzone der Eischale mit den Ausschüssen; G Hinterkralle des vierten Beines. (A—E nach 96; F nach 93; G nach Thulin.)

falls mit langer Basalpartie, aber mit kräftigem, stark gekrümmtem Nebenast und sehr langem, dünnem, namentlich bei Jungtieren borstenähnlichem Hauptast. Die Krümmung dieses Hauptastes der Hinterkralle viel stärker, als etwa bei *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri* (vgl. S. 511) ausgebildet. Eier frei abgelegt, kurz-oval oder kugelig, von 96 μ Durchmesser, mit kurzen, in eine 5—6 μ dicke (aber in der Dicke variable) hyaline Außenzone der Eischale eingebetteten und über diese nicht hinausragenden Stäbchen.

Länge 500 μ und mehr.

Die Form des Nebenastes der Hinterkralle als bogenförmige Fortsetzung der Basalpartie und damit die Zugehörigkeit der Art zum Subgenus *Hypsibius* (s. str.) wird durch das mir von G. Thulin freund-

lichst übersandte Profilbild der Hinterkralle des vierten Beines belegt (Fig. 343 G). Daß derartige Profilbilder keinen Aufschluß über die Längenverhältnisse von Haupt- und Nebenast zueinander geben können, war bei Erörterung eines solchen Profilbildes von *H. dujardini* bereits gesagt worden.

Es sind sehr dünnschalige Eier bei solchen Tieren gefunden worden, die nicht wie die zuerst beschriebenen im Wasser, sondern im Moos auftraten. Über eine etwaige kausale Verknüpfung der verschiedenen Lebensweise und der Beschaffenheit der Eier läßt sich vorläufig nichts sagen. Die Eier von *Hypsibius* (? s. str.) *heinisi* (vgl. S. 516), der freilich in Gelegen ablegen soll, erinnern sehr an die dünnschaligen Eier des *Hypsibius arcticus*.

Vorkommen: Grönland; Spitzbergen (161, p. 13); Franz-Josephsland (93, p. 672); Schottland (98, p. 93); Irland (99, p. 3); Britisch Ostafrika; Südafrika, Pretoria, Kapland (100, p. 140, 143); Australien, Blaue Berge (96, p. 140); Neuseeland, Südinsel (96, p. 118); Britisch Columbia, Vancouver; Kanada, Rocky Mountains; Ontario (96, p. 171); Südamerika, Colombia (59, p. 716); Bolivia, 4000 m (101, p. 28, 30); Antarktis, Victorialand, zwischen Lat. 77° 30′ S. und 78° S., in Moos und in Seen, zum Teil unter 5 m dickem Eis (96, p. 97—98).

Hypsibius (s. str.) *hastatus* (J. Murr.) (Fig. 344)

1907 *Macrobiotus hastatus* J. Murray 91, p. 663, tab. 3, fig. 18a—18d.
1928 *Hypsibius hastatus* E. Marcus 81, p. 210, fig. 257.
1928 *Hypsibius hastatus* G. Thulin 184, p. 241.

Klein; Schlundkopf kurz-oval, mit Apophysen und zwei untereinander gleich langen Stäben, die zweimal so lang wie breit sind. Kein Komma. Krallen eines Beines einander sehr ähnlich, insofern bei beiden Haupt- und Nebenast an Länge verschieden und nur basal vereinigt sind. Der Hauptast der Hinterkralle ist wohl etwas, aber nicht wesentlich dünner, als der zugehörige Nebenast oder ein Ast der Vorderkralle. Eier frei abgelegt, kugelig oder mehr oval, mit Stacheln versehen, die in eine hyaline Außenzone der Eischale eingebettet sind; jeder Stachel im optischen Schnitt wie eine Wappenlilie gestaltet, deren Mittelteil knopfartig aus der hyalinen Außenzone hervorragt.

Länge 312 μ.

Die Eier ziemlich groß, 62,9 × 77,7 und 62,5 × 64,8 μ ohne Ausschüsse, 74,0 × 88,8 und 78,2 × 84,0 μ mit Ausschüssen. Aus dem Ei geschlüpfte Jungtiere mit Augenpigment (102, p. 14).

Bei dieser bisher nur an sehr feuchten Örtlichkeiten, wie im *Sphagnum* und in Torfmooren, gefundenen Species beobachtete J. Murray (91, p. 663—64) regelmäßig drei Eier zusammen in einer Cladoceren-(*Alonella nana*)-Schale. Eine solche positive Thigmotaxis eierlegender Tardigradenweibchen und der Tardigraden überhaupt ist nicht auf

Hypsibius hastatus beschränkt; ich beobachtete Eier von *Macrobiotus pullari* in den Exuvien der Extremitäten von Insekten (vgl. Fig. 69). E. Reukauf (130, p. 266, fig. 8) beschreibt Cysten von *Macrobiotus dispar* aus hohlen *Lemna*-Wurzeln, und in abgestorbenen *Elodea canadensis*-Blättern fand ich gleichfalls Cysten derselben Species.

Murray's Beschreibung paßt nicht recht zu seiner Abbildung (91, tab. 3, fig. 18c) der Krallen (Fig. 344B). Die Einordnung der Art bei *Hypsibius* (s. str.) hat G. Thulin auf Grund der engen Verwandt-

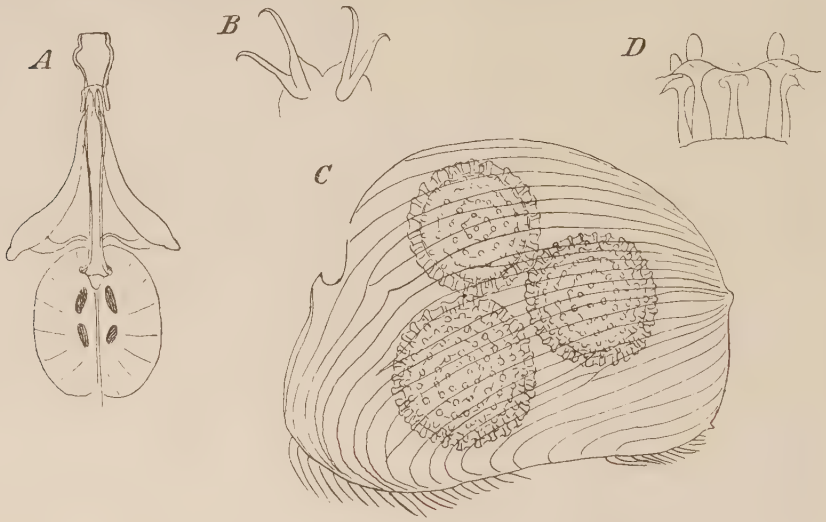


Fig. 344. *Hypsibius* (s. str.) *hastatus*. A Schlundkopf; B Krallen; C drei Eier in einer Schale von *Alonella nana* (Cladoc.); D Außenzone der Eischale mit den Ausschüssen. (Nach 91.)

schaft mit *H. arcticus*, die sich aus dem Bau der Eischale und den Placoiden ergibt, vorgenommen.

Vorkommen: Finnland (102, p. 14); Schottland (91, p. 648; 98, p. 89); Irland (99, p. 3); Schwarzwald; Schweizer Jura, bis 1000 m (56, p. 33); Schweiz, ohne nähere Angabe (91, p. 664); Frankreich (125, p. 7).

Hypsibius (s. str.) *microps* Thul. (Fig. 345)

1928 *Hypsibius microps* G. Thulin 184, p. 241, 253, fig. 24a—24c.

Klein; Körper gestreckt, mit dem größten Durchmesser zwischen zweitem und drittem Beinpaar. Vorderkopf klein, von der Mundöffnung aus steil dorsalwärts aufsteigend. Cuticula glatt, unpigmentiert. Augenpigment in wenig zahlreichen, zerstreut stehenden, kleinen Flecken vorhanden. Mundröhre dünn, mit hakenförmigen Muskelansatzvorsprüngen, von der Mundöffnung schräg dorsalwärts zum Schlundkopf emporsteigend und beim Eintritt in diesen caudalwärts biegend. Schlundkopf kugelig; Apophysen groß; zwei untereinander

gleich lange Placoiden von etwa gleicher Länge und Breite in jeder Reihe; kein Komma. Krallen relativ groß; die Äste der Vorderkralle und der Nebenast der Hinterkralle in ihrer Krümmungsebene breit, der lange Hauptast der Hinterkralle von den Seiten her stark zusammengedrückt. Er setzt tief unten an der Basalkralle und zwar am vierten Beinpaar zwischen dem proximalen und mittleren Drittel der Basalkralle an.

Länge bis 295 μ. Eier glattschalig, oval und in Gelegen von bis zu vier Stück in die alte Cuticula abgelegt.

Schlundkopflänge bei einem 260 μ langen Stück 20,6 μ = 79 ms, Hinterkralle IV 13,7 μ = 53 ms. Krallenlängenindex (IV) 1,70 : 1. Äußerer Durchmesser der Mundröhre 7,4 cph; Schlundkopfbreite 93 cph, Placoidenreihe 23,5 cph, erstes Placoid 10,5 × 8,5 cph, zweites 10,5 × 7,4 cph.

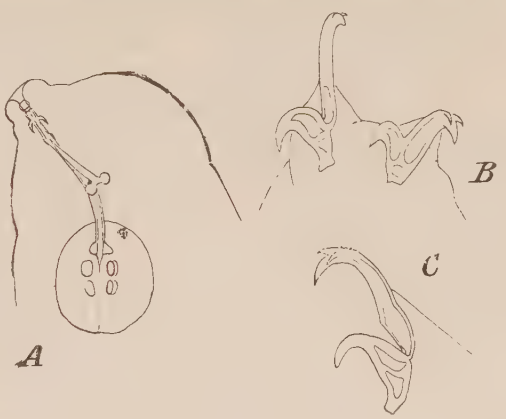


Fig. 345. *Hypsibius* (s. str.) *microps*. A Kopf, lateral; B Krallen des vierten Beines, ventral; C Hinterkralle des dritten Beines mit dem Nebenast genau im Profil. (Nach 184.)

Die Art ist dem *Hypsibius* (s. str.) *pallidus* (vgl. S. 510) sehr ähnlich; als Unterschiede gibt G. Thulin (184, p. 254—255) an: die kurz stabförmigen Placoiden bei *pallidus*, die Insertion des Hauptastes der Hinterkralle an der Mitte der Basalkralle und die großen Augen. Scharf durchgreifend scheinen mir aber alle diese Charaktere nicht zu sein, wie ein Vergleich der Abbildungen lehrt. Für verfrüht halte ich es, wenn man ökologische Unterschiede (*microps* vorzugsweise in Flechten, *pallidus* in Moos) im System der Tardigraden verwerten will. Bei *H. dujardini* ist die Vorderkralle und der Nebenast der Hinterkralle zarter, während die Placoiden bei dieser Art mehr lang als breit sind. Das Gleiche gilt von *H. convergens*, dessen Vorderkralle nur graduelle Unterschiede gegenüber *H. microps* zeigt. Thulin gibt an, daß *H. dujardini* und *H. convergens* einen niedrigeren Krallenlängenindex aufweisen als *H. microps* und *H. pallidus*; er meint aber, die sichere Verschiedenheit von *H. microps*, *H. pallidus* und der Landform von *H. dujardini* (die ich nicht für dasselbe halte wie *H. convergens*, vgl. S. 502) aus deren gemeinsamem Vorkommen in derselben Moosprobe erweisen zu können. Diese letzte Angabe scheint auch mir einigermaßen beweisend für die Artverschiedenheit der drei Species zu sein, denn für die morphologischen Unterschiede von zwei oder gar

drei nahe verwandten Arten ist es eine gute Probe, wenn man die Population eines Mooses nach diesen Unterschieden sortieren kann.

Vorkommen: Südschweden, in den Provinzen Skåne, Småland und Bohuslän; Sibirien, Altai beim Telezkisee (184, p. 254).

Hypsibius (s. str.) *pallidus* Thul. (Fig. 346)

1911 *Hypsibius pallidus* G. Thulin 183, p. 36, fig. 19—19b.
1928 *Hypsibius pallidus* E. Marcus 81, p. 201, fig. 247.
1928 *Hypsibius pallidus* G. Thulin 184, p. 241, fig. 25a, 25b.

Mittelgroß; unpigmentiert, die Magenzellen oft gelb; im allgemeinen mit Augenpigment. Mundröhre rostral mit hakenförmigen Muskelansatzvorsprüngen. Schlundkopf kugelig, mit Apophysen und zwei ziemlich breiten, untereinander gleichlangen Stäben; ohne Komma. Krallen ähnlich denen des *Hypsibius oberhaeuseri* (vgl. S. 511), aber die größere, hintere mit bedeutend kürzerer Basalpartie. Die Krallenhaut folgt dem Hauptast an der Kralle des vierten Beines eine Strecke weit, an den Beinen eins bis drei ungefähr halbwegs bis zur Krallenspitze; an der Stelle, wo die Krallenhaut endet, geht die federnde Basalpartie des Hauptastes in die starre Endpartie über.

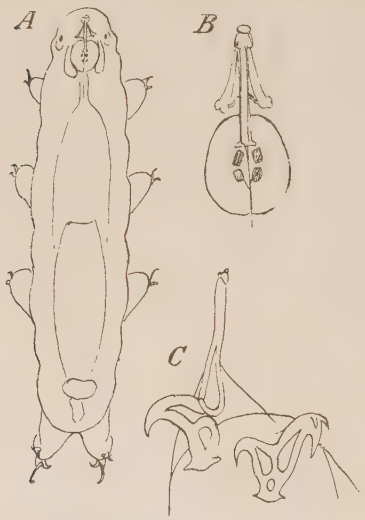


Fig. 346. *Hypsibius* (s. str.) *pallidus*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen des vierten Beines, ventral. (Nach 183.)

Länge bis zu 318 μ, ausschließlich des vierten Beinpaares, frisch aus dem Ei geschlüpfte Junge 153 μ; Gelege von zwei bis fünf glatten, im Durchmesser 53—60 μ messenden Eiern.

Diese in mehreren Charakteren dem *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri* sehr ähnliche, vermutlich oft mit ihm verwechselte Species ist auch von jüngeren, unpigmentierten Exemplaren des *Hypsibius oberhaeuseri* an den Krallen zu unterscheiden. Die Unterschiede des *H. pallidus* von *H. microps* sind bei dessen Erörterung beschrieben worden (vgl. S. 509).

Vorkommen: Lappland (183, p. 37); Finnland (102, p. 12); nördliches, mittleres und südliches Schweden (183, p. 37); Frankreich (125, p. 16).

Hypsibius (s. str.) *oberhaeuseri* (Doy.) (Fig. 311, 347, 348)

1840 *Macrobiotus Oberhaeuser* L. Doyère 27, p. 286, tab. 14, fig. 11—15.
1848 *Hypsibius Oberhäuseri* C. G. Ehrenberg 35, p. 381.
1889 *Macrobiotus oberhäuseri* L. Plate 109, p. 535, tab. 22, fig. 24.

1896 *Macrobiotus Oberhauseri* D. Lance 70, p. 202, tab. 1, fig. 1, tab. 2, fig. 8, tab. 3, fig. 16.
1908 *Macrobiotus oberhäuseri* und var. *granulatus* F. Richters 153, p. 7, 8, tab. 1, fig. 8.
1911 *Macrobiotus Oberhäuseri* F. Richters 161, p. 14, tab. 2, fig. 13.
1911 *Hypsibius Oberhäuser* G. Thulin 183, p. 34, fig. 18—18c.
1915 [14] *Macrobiotus Spallanzanii* P. della Valle 26, p. 17, tab. 8, fig. 9, 10.
1925 *Macrobiotus oberhaeuseri* C. Urbanowicz 185, p. 124ff., tab. 5, fig. 1, 3.
1928 *Hypsibius oberhaeuseri* E. Marcus 81, p. 208, fig. 255, 256.
1928 *Hypsibius Oberhäuseri* G. Thulin 184, p. 241.

Mittelgroß; Jungtiere hyalin, ohne Pigment, ältere stark pigmentiert mit braunem, in neun Querbinden angeordnetem Pigment. Augenpigment bei Jungtieren vorhanden, bei den im übrigen stark

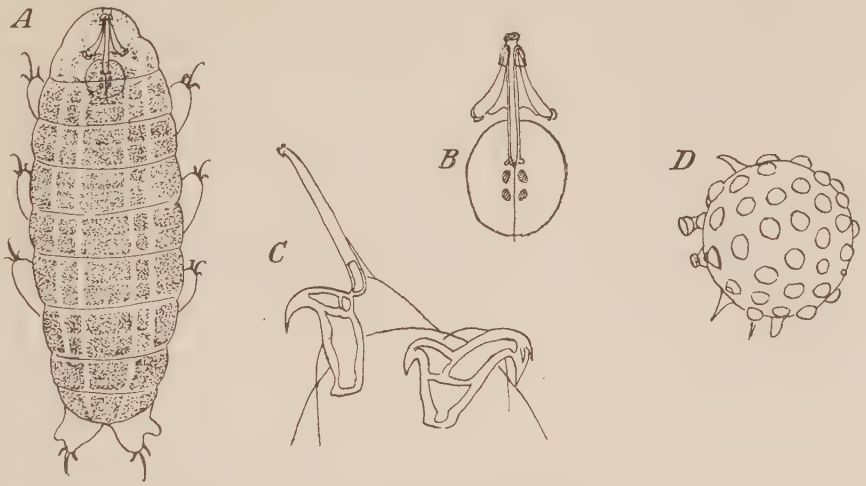


Fig. 347. *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri*. A ♂ mit deutlichem Zipfel am vierten Beinpaar, dorsal; B Schlundkopf; C Krallen des vierten Beines, ventral; D Ei. (A nach 185, verändert; B, C, D nach 183.)

pigmentierten Alten nicht mehr zu sehen. Mundröhre rostral mit hakenförmigen Muskelansatzvorsprüngen. Schlundkopf kurz-oval, mit Apophysen und zwei Einlagerungen, von denen die vordere größer und oval, die hintere kürzer und fast kugelrund ist; kein Komma. Die beiden Krallen eines Beines sehr verschieden gebaut; die vordere, kürzere grob mit kurzen, dicken Ästen, der Hauptast mit zwei Nebenspitzen; die hintere, längere Kralle hat eine den Nebenast an Länge übertreffende Basalpartie, der Nebenast ist stark gebogen, der Hauptast lang, dünn, beinahe borstenähnlich, mit zwei Nebenspitzen versehen. Die Krallenhaut an der hinteren Kralle endet nahe der Basis des Hauptastes, dem nur eine schmale Hautfalte ein Stück weit folgt. Beim ♂ findet sich an der Außenseite des vierten Beinpaares ein abgeflachter Zipfel, der beim ♀ nur in schwacher Ausbildung vorkommt oder fehlt. Eier klein, im Durchmesser ohne Ausschüsse 50—57 μ,

an der Oberfläche mit Ausschüssen in wechselnder Anzahl, Größe und Form versehen; meist sind diese halbkugelförmig, wodurch das Ei himbeerähnlich aussieht, andere sind zugespitzt oder unregelmäßig abgestumpft oder sanduhrförmig. Die Eier werden frei abgelegt; ausnahmsweise, wie es auch bei anderen ihre Eier frei ablegenden Eutardigraden vorkommt, finden sich auch Gelege in der alten Cuticula (183, p. 36).

Länge erwachsener Stücke bis zu 450 μ.

Die extrem heteronyche Hinterkralle, bei der die Terminalkralle fast schon von der Basalkralle getrennt ist, und bei der diese Basalkralle einen einheitlichen, aus Krallenbasis und Nebenast bestehenden Bogen bildet, kommt ausgezeichnet auf G. Thulin's mir freundlicherweise übersandter Abbildung zum Ausdruck (vgl. Fig. 311).

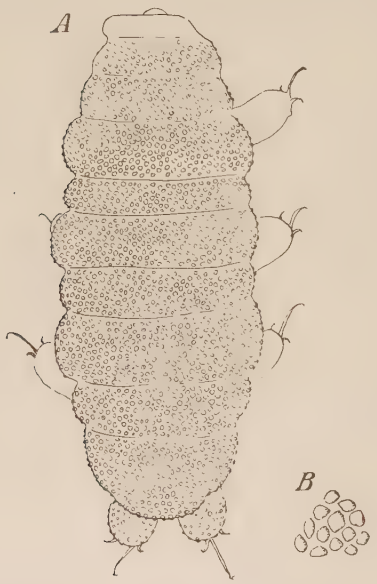


Fig. 348. *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri* f. *granulatus*. A gehäutete Cuticula; B Skulptur der Cuticula. (Nach 81.)

Im allgemeinen wird die Cuticula als glatt, unskulpturiert angegeben, es kommen aber oft Stücke vor, deren gesamte dorsale Körperoberfläche (Fig. 348) oder deren caudale Körperhälfte granuliert ist, oder bei denen sieben Querbinden kräftiger, bis zu 3 μ im Durchmesser messender Körner ausgebildet sind. Diese letzte Form hat F. Richters (153, p. 8) als f. *granulatus* bezeichnet. Das gesamte von mir gesehene Material dieser Species (vgl. die Angaben über Vorkommen) zeigt Granulation. Da ich vermute, daß die Granulation bei *H. oberhaeuseri* allgemein ist, habe ich von einer besonderen Bezeichnung des von mir determinierten Materials als f. *granulatus* abgesehen. Zweifelhaft bezüglich ihrer Specieszugehörigkeit, aber vorläufig in der nachstehenden Verbreitungsliste noch mit aufgeführt, erscheinen Stücke mit feinen Cuticularpapillen (96, p. 155; 100, p. 140). Eine namentlich die ältere Literatur berücksichtigende Synonymieliste der Art hat P. della Valle (26, p. 17) gegeben; ich verwende auch hier wieder den gebräuchlichen, eindeutigen, als „nomen conservandum" anzusehenden Namen gegenüber dem von della Valle eruierten älteren, vieldeutigen, der eine unfruchtbare und uferlose literarische Diskussion heraufbeschwören müßte. Für die Fundortliste gilt, wie schon oben bemerkt, daß die Art vielfach mit *Hypsibius pallidus* (vgl. S. 510) und *Hypsibius convergens* (vgl. S. 502) verwechselt

worden sein könnte. Die weite Verbreitung dieser Art führt F. Heinis (56, p. 64) auf ihre besonders große Widerstandsfähigkeit zurück.

Vorkommen: Franz-Josephsland (161, p. 14); Spitzbergen (136, p. 169); Bäreninsel, auch f. *granulatus* (160, p. 286); nördliches Norwegen, Tromsö (160, p. 286); mittleres Norwegen (136, p. 169); Lappland (183, p. 36); Finnland (102, p. 11); nördliches, mittleres, südliches und südwestliches Schweden (183, p. 36; 17, p. 140); Bornholm (Ostsee) (141, p. 350); Lettland, Riga (166, p. 754); Faröer (177, p. 210); Orkneyinseln (91, p. 644); Schottland (98, p. 93); Niederlande (72, p. XLV); Helgoland (77, p. 335); Mecklenburg (81, p. 210); Mecklenburgische Küste; Rügen (Ostsee) (141, p. 350); Hiddensoe bei Rügen (Ostsee) (81, p. 210); Pommern, Greifswald (27, p. 287); bei Berlin; Mark Brandenburg (81, p. 210); Ostpreußen (178, p. 15); Rheinprovinz (153, p. 8; 116, p. 190); Mitteldeutschland, Marburg (109, p. 535); Mitteldeutschland, Taunus [Det. dub.] (138, p. 64); Süddeutschland, Schwarzwald (56, p. 33); Oberbayern bis Salzburg, Steinernes Meer, 2100 m (81, p. 210); Schweizer Jura; Schweizer Alpen, 4000 m (56, p. 33) und 4300 m (82, p. 16); Vorarlberg, Vallüla, 2800 m; Salzburg, Adnet (81, p. 210); Niederöstereich, bei Lunz (15, p. 280); Frankreich, bei Paris (27, p. 287); Norditalien, am Comersee (140, p. 500); Süditalien, bei Astroni (26, p. 17); Himalaja, 2000 m (92, p. 271); Britisch Ostafrika, Uganda; Südafrika, Pretoria (100, p. 140, 143); Sandwichinseln, Oahu (96, p. 155); Britisch Columbia (96, p. 171); Südamerika, Colombia, auch f. *granulatus* (59, p. 716); Bolivia, 4000 m (101, p. 28); Chile (109, p. 535); ibid. auch f. *granulatus* (158, p. 276); Feuerland, f. *granulatus* (153, p. 8); St. Paul; Kerguelen (137, p. 238); Antarktis, Victorialand, zwischen Lat. 77° 30′ S. und 78° S. (96, p. 99).

Hypsibius conjungens (s. str.) Thul. (Fig. 349)

1911 *Hypsibius conjungens* G. Thulin 183, p. 37, fig. 20—20b.
1928 *Hypsibius conjungens* E. Marcus 81, p. 171, fig. 208.
1928 *Hypsibius conjungens* G. Thulin 184, p. 241.

Klein oder kaum mittelgroß; unpigmentiert oder mit graubraunen Querbändern; Augenpigment vorhanden. Körperform durch die kleinen Beine und die Verlängerung der vor dem ersten Beinpaar gelegenen Partie einigermaßen schmächtig. Mundröhre eng, rostral mit hakenförmigen Muskelansatzvorsprüngen; hinter den Stiletträgern zu einer kurzen, biegsamen Schlundröhre verlängert. Schlundkopf annähernd kugelig mit zwei Körnern, die kaum länger als breit sind, ohne Komma. Krallen kurz und dick, die vordere, innere mit abgerundeter Basis und zwei groben Nebenspitzen am Hauptast. Der Hauptast der größeren, also der äußeren oder hinteren Kralle besteht aus einer dicken, federnden

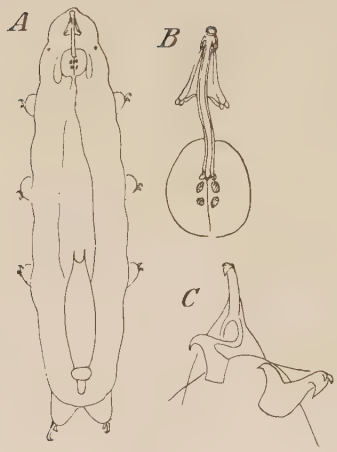


Fig. 349. *Hypsibius* (s. str.) *conjungens*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen des vierten Beines, ventral. (Nach 183.)

Proximalpartie, die plötzlich in eine nur halb so dicke, steife Endpartie übergeht. Die Krallenhaut endet zwischen dieser Übergangsstelle und der Krallenspitze.

Länge bis zu 262 μ.

Die Verlängerung des caudalen Teils der Mundröhre zu einer sogenannten Schlundröhre bei dieser Art und bei *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *ornatus* f. *caelatus* zeigt, daß dieses bei den zum Subgenus *Diphascon* gehörigen Arten deutlich ausgesprochene Merkmal sich in gelegentlichen Andeutungen auch bei den übrigen Hypsibien findet.

Vorkommen: Lappland; Nordschweden (183, p. 37); Frankreich (125, p. 16).

Hypsibius (s. str.) *evelinae* Marc. (Fig. 350)

1928 *Hypsibius evelinae* E. Marcus 81, p. 212, fig. 259.

Mittelgroß bis groß; Augenpigment vorhanden; Cuticula farblos, aber oft gelbe bis rote Farbstoffe in den Speicherzellen; Magenzellen zuweilen grünblau bis indigoblau. Cuticula des Körpers glatt, ohne Skulptur, dagegen über den Krallen auf der Dorsalseite der Extremitäten ausgewachsener Individuen, besonders deutlich auf dem vierten Beinpaar ausgebildet, aber auch an Beinpaar eins bis drei, ein Buckel, der in der Regel aus mehreren nagelartigen Höckern zusammengesetzt ist. Maximal bei jedem Buckel etwa zwölf Einzelhöcker vorhanden, die aber auch bis auf wenige (2—3) reduziert sein oder ganz fehlen können. Im letzten Fall resultiert ein glatter Buckel. Mundröhre ziemlich weit (ca. 5 μ), ventral mit kurzem Scheidenhalter, gleich hinter der Mundhöhle dorsal konvex gebogen, also im Prinzip wie bei *Macrobiotus* gestaltet. Stilette in ihrem gesamten Verlauf schwach gebogen, fast gerade mit kräftig entwickelter, breiter Furca. Schlundkopf oval, eher länglich als kugelig, etwa 37 μ lang, 25 μ breit, mit Apophysen und zwei Einlagerungen, ohne Komma. Die Einlagerungen stabförmig, die erste fast doppelt so lang wie die zweite und meist unvollständig gebrochen, der erste Stab nicht ganz viermal so lang wie breit, der zweite etwas mehr als zweimal so lang wie breit. Krallen relativ klein, grazil; die beiden Krallen eines Beines von verschiedener Länge, der Hauptast der größeren (äußeren, hinteren) 15 μ, der der kleineren (inneren, vorderen) 11 μ, von der Basis bis zur Spitze gemessen. Die gemeinsame Basis von Haupt- und Nebenast bei

beiden Krallen kurz, aber basal hakenartig verlängert; die Nebenäste bei beiden Krallen etwa 8 μ lang; die Hauptäste beider Krallen mit je zwei Nebenspitzen.

Länge bis zu 500 μ; Gelege mit bis zu 16 glatten, im größten Durchmesser 60—70 μ langen Eiern.

Innerhalb der *Hypsibius* (s. str.)-Gruppe, zu der die Art nach ihren Krallenmerkmalen gestellt werden muß, ist ihr im Bau der Krallen *Hypsibius dujardini* noch am ähnlichsten, aber der Größen-

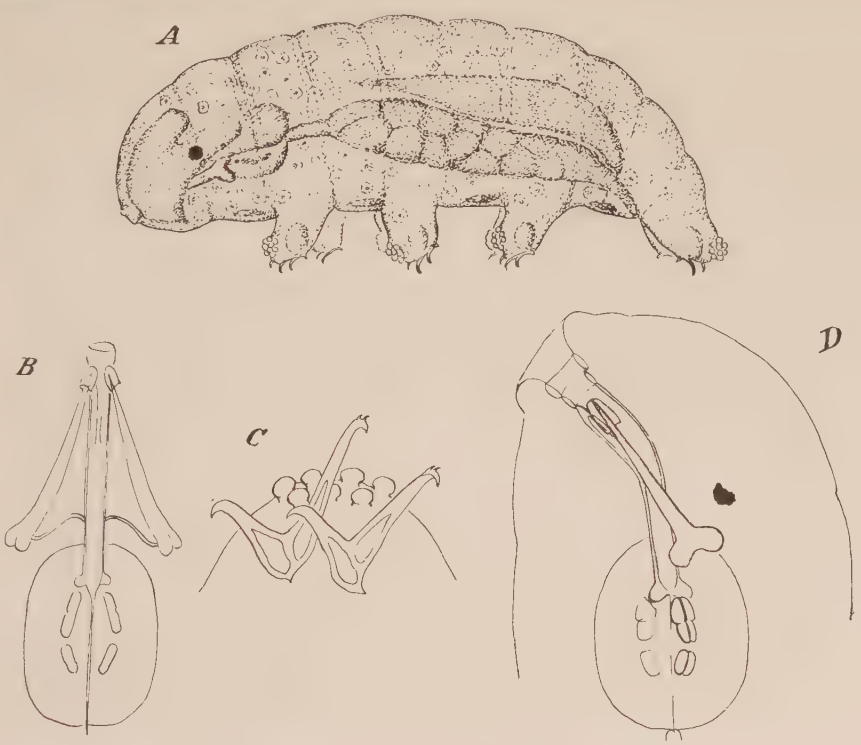


Fig. 350. *Hypsibius* (s. str.) *evelinae*. A lateral; B Schlundkopf; C Krallen des rechten vierten Beines mit dem höckerigen Buckel, ventral; D Kopf, lateral. (A, B, C nach 81.)

unterschied beider Krallen bei dieser letzten Art ist beträchtlicher und die Krallen selbst sind wesentlich größer als bei dem ausgesprochen kleinkralligen *evelinae*. Bezüglich der Schlundkopfeinlagerungen und der nicht im Profil betrachteten Krallen (Fig. 350C) erinnert die Art an *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *tuberculatus* (vgl. S. 476), doch ist bei diesem der erste Schlundkopfstab nicht unvollständig gebrochen, sondern besteht oft aus zwei dicht aufeinander folgenden, durch vollständige Durchtrennung des Stabes zustande gekommenen Körnern; auch sind die Krallen bei *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *tuberculatus* derber und an ihrer Basis ohne hakenartige Verlängerung. Namentlich unterscheiden aber die höckerigen Buckel über den Krallen

die Art von *H.* (*I.*) *tuberculatus* ebenso, wie von allen übrigen Hypsibien, unter denen derartige Bildungen sonst nicht bekannt sind, mit Ausnahme von *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri* und *Hypsibius spec. 6.* Bei *Hypsibius oberhaeuseri* besitzen die ♂♂ einen platten Zipfel lateral am vierten Beinpaar (vgl. S. 511), *Hypsibius spec. 6* ist dorsal granuliert, die Buckel sind dagegen, nach der Abbildung (Fig. 356 B, S. 522) zu urteilen, glatt, die Mundröhre ist eng, und die Stilette sind rostral von der Furca scharf geknickt, sodaß die in beiden Geschlechtern des *Hypsibius evelinae* vorhandenen, meist höckerigen Buckel in Kombination mit den übrigen in der Diagnose genannten Charakteren eine sichere Identifizierung der Art gewährleisten. Als Konvergenzerscheinung sei auf ähnliche papillentragende Beinhöcker bei schottischen *Macrobiotus echinogenitus* (vgl. Fig. 283 D, S. 447) hingewiesen. Über die Bedeutung des Vorkommens eines Scheidenhalters bei dieser *Hypsibius*-Art ist im Rahmen der Genusdiagnose bereits gesprochen worden (vgl. S. 464).

Vorkommen: Berlin-Schlachtensee, in Moos (81, p. 213); in Moos und Algen am Wannsee bei Berlin (Marcus det.).

Hypsibius (? s. str.) *heinisi* (Richt.) (Fig. 351)

1907 *Macrobiotus oberhäuseri?* J. Murray 91, p. 658, tab. 4, fig. 27a—27d.
1911 *Macrobiotus Heinisi* F. Richters 161, p. 15, tab. 2, fig. 15.
1928 *Hypsibius heinisi* E. Marcus 81, p. 202, fig. 248.

Mittelgroß; Augenpigment vorhanden. Mundröhre 1,5 μ weit. Schlundkopf fast kugelig, 27 μ lang, 24 μ breit, mit zwei kurzen, körner-

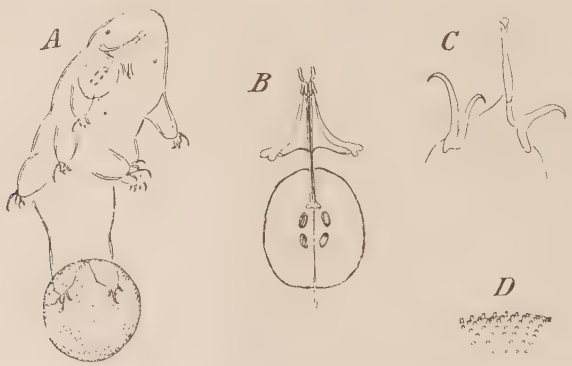


Fig. 351. *Hypsibius* (? s. str.) *heinisi*. A Jungtier aus dem Ei kriechend; B Schlundkopf; C Krallen, ventral; D Außenzone der Eischale mit den Ausschüssen. (Nach 91.)

artigen Stäben. Kein Komma. Krallen ähnlich wie bei *Hypsibius* (s. str.) *pallidus*, jedoch bei der größeren, hinteren Kralle die Basalpartie noch viel kürzer, sodaß gegenüber dem *H.* (s. str.) *oberhaeuseri*, wo die Basalpartie länger ist als der Nebenast, und dem *H.* (s. str.)

pallidus, bei dem Basalpartie und Nebenast gleich lang sind, hier die Basalpartie deutlich kürzer als der Nebenast ist.

Länge 350 μ; Gelege aus mehreren (3) in die Cuticula abgelegten, glatten, kugeligen Eiern von etwa 75 μ Durchmesser bestehend; bei den Eiern sind, ähnlich wie bei *Hypsibius arcticus* (vgl. S. 507), kleine, rundköpfige Stifte in eine dünne, hyaline Außenzone der Eischale so eingebettet, daß sie über die Eioberfläche nicht hervorragen und in der Aufsicht als stärker lichtbrechende Punkte erscheinen.

Die Ähnlichkeit des Baues der Hinterkralle mit *H.* (s. str.) *oberhaeuseri* macht die Zugehörigkeit der Art zum Subgenus *Hypsibius* (s. str.) wahrscheinlich. Die Eier der Art sind den dünnschaligen von *H.* (s. str.) *arcticus* ähnlich, doch legt diese letzte Species freie Eier einzeln ab.

Vorkommen: Franz-Josephsland (161, p. 15); Schottland (91, p. 658).

Die nachstehenden Species sind echte Hypsibien, können aber nicht bei einem der drei Subgenera eingereiht werden; sicher ist, daß sie (vielleicht mit Ausnahme von *Hypsibius spec. 13*) nicht zum Subgenus *Diphascon* gehören.

Hypsibius areolatus (J. Murr.) (Fig. 352)

1904 *Macrobiotus echinogenitus* [*forma A*] [part.] F. Richters 140, p. 503; tab. 15, fig. 7.
1907 *Macrobiotus echinogenitus* var. *areolatus* J. Murray 93, p. 676, tab. 2, fig. 14a bis 14d.
1910 *Macrobiotus areolatus* J. Murray 96, p. 167, tab. 21, fig. 53a—53e.
1911 *Hypsibius areolatus* G. Thulin 183, p. 27.
1928 *Hypsibius areolatus* E. Marcus 81, p. 196, fig. 242.
1928 *Macrobiotus areolatus* G. Thulin 184, p. 245.

Wird sehr groß; junge Tiere hyalin, alte dunkelbraun; das Pigment in undeutlichen Bändern angeordnet; Augenpigment vorhanden. Stilette kräftig, nahe der Furca gekrümmt; Mundröhre gegen den Mund hin eng, gegen den Schlundkopf hin sehr weit. Schlundkopf kurz-oval, mit Apophysen und drei schmalen, untereinander gleich großen, leicht gekrümmten Stäben, die bei Jungtieren kürzer und breiter sind; ohne Komma. Krallen eines Beines von ziemlich gleicher Länge, Haupt- und Nebenast bei beiden nur basal eine kurze Strecke weit vereinigt, dann weit divergierend; der Hauptast bei beiden mit Nebenspitzen versehen und bedeutend länger als der Nebenast. Eier groß, 100 μ ohne, 200 μ mit den an Länge allerdings variabeln, konischen, spitzen Ausschüssen, die an ihrer Basis voneinander getrennt sind, und zwischen denen die Eischale unregelmäßige, zusammen ein einheitliches Muster bildende Polygone aufweist. Es handelt sich dabei um — in ihrem

mechanischen Zustandekommen noch unbekannte — ursprünglich regelmäßige Hexagone, von denen immer eines um das andere einen Fortsatz trägt. Die fortsatzfreien Sechsecke sind dann jeweils durch ein queres Septum in zwei Fünfecke geteilt, die infolge dieser Querteilung und durch die Dicke der Fortsätze unregelmäßig werden (Fig. 352E). Die Areolation variiert beträchtlich. Bei einer Form sind die fortsatzfreien Sechsecke ungeteilt und ebenso groß wie die basalen Bezirke der Fortsätze (Fig. 352F), bei anderen Formen sind die Areolae gerundet, kreisförmig oder elliptisch.

Länge bis 700 μ und mehr, bis 816 μ in allerdings nicht sicher determiniertem Material.

Nach Richters' Krallenbild (140, tab. 15, fig. 7) und namentlich

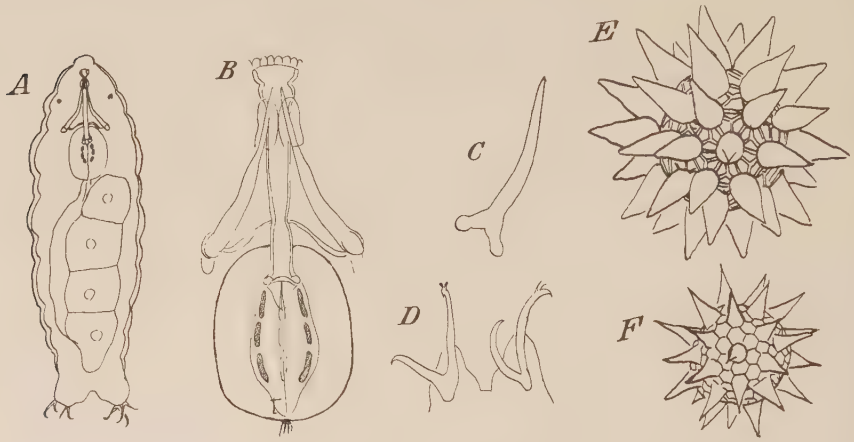


Fig. 352. *Hypsibius areolatus*. A dorsal; B Schlundkopf; C Stilett, lateral; D Krallen, ventral; E typisches Ei mit geteilten Areolae; F aberrantes Ei mit ungeteilten Areolae. (A, E, F nach 96; B, C, D nach 93.)

den Figuren Murray's (93, tab. 2, fig. 14d und 96, tab. 21, fig. 53c) scheint mir die Art ein sicherer *Hypsibius*, vielleicht des Subgenus *Isohypsibius*, zu sein, und bei dieser Auffassung kann mich auch die Tatsache, daß sie zuerst als Form von *Macrobiotus echinogenitus* beschrieben worden ist, nicht beirren; denn der prinzipielle Unterschied im Bau von *Macrobiotus*- und *Hypsibius*-Krallen ist erst von G. Thulin (183) erkannt worden. Zu *H. areolatus* gehört höchstwahrscheinlich auch das unter *? Macrobiotus spec. 18* (vgl. S. 458) erwähnte Ei.

Vorkommen: Grönland; Spitzbergen (161, p. 13; 96, p. 167); Franz-Josephsland (93, p. 676); Finnland (102, p. 11); Shetlandinseln (93, p. 676); Schottland (98, p. 93); Irland, 300 m (99, p. 7); Rheinprovinz (116, p. 190); Alpen, Lago Tremorgio, 1828 m und bis 2802 m (56, p. 33; 62, p. 8); Frankreich (125, p. 6); Himalaja, 2700 m (92, p. 271); ? Comoren [Det. dub.] (152, p. 18); tropisches und südliches Afrika (96, p. 167); Ascension (152, p. 15ff.); Fidschiinseln, Viti Levu

[aber nur wenig typische Eier, keine Tiere] (96, p. 148); Australien, Blaue Berge (96, p. 137); Kanada, Rocky Mountains und Ottawa (96, p. 167); Südamerika, ? Colombia [Det. dub.] (59, p. 718); Bolivia, 4000 m (101, p. 28); Paraguay (158, p. 274).

Hypsibius fuhrmanni (Heinis) (Fig. 353)

1914 *Macrobiotus Fuhrmanni* F. Heinis 59, p. 717, fig. 38—40.
1928 *Hypsibius fuhrmanni* E. Marcus 81, p. 196, fig. 241.

Klein; hyalin; Augenpigment vorhanden; Stilette nur wenig gekrümmt, Stiletträger leicht gebogen. Schlundkopf mit Apophysen, drei annähernd quadratischen Stäben, deren letzter der kürzeste ist und mit Komma. Krallen eines Beines sehr verschieden lang und bei beiden der Hauptast bedeutend länger als der Nebenast. Das frei abgelegte Ei mißt im Durchmesser 72 μ und ist mit unregelmäßigen Fortsätzen, oft von zwiebelförmiger Basis und verjüngter Spitze, versehen.

Länge 175—250 μ.

Die Einordnung der Art in das Genus *Hypsibius* ist auf Grund der verschiedenen Länge von Vorder- und Hinterkralle vorgenommen worden.

Vorkommen: Südamerika, Colombia (59, p. 717).

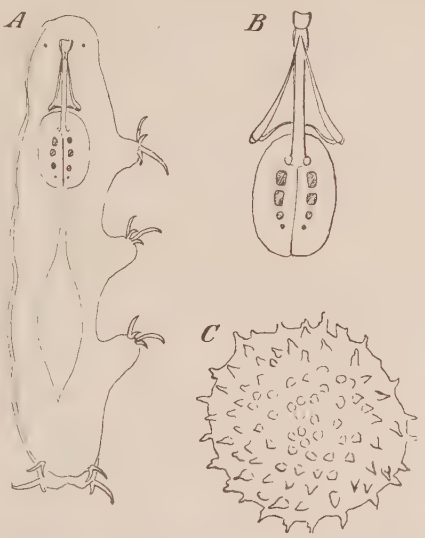


Fig. 353. *Hypsibius fuhrmanni*. A Habitus; B Schlundkopf; C Ei. (Nach 59.)

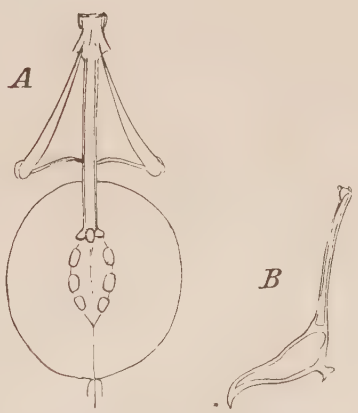


Fig. 354. *Hypsibius tetronyx*. A Schlundkopf; B Kralle des vierten Beines.

Hypsibius tetronyx (Daday) [Spec. inquir.] (Fig. 354)

1910 *Macrobiotus tetronyx* E. v. Daday 24, p. 236, tab. 17, fig. 1—5.
1928 *Hypsibius tetronyx* E. Marcus 81, p. 198, fig. 244.

Mittelgroß; Cuticula dünn, glatt; Mundröhre 5 μ weit; Schlundkopf nahezu kugelig, mit Apophysen und drei fast runden Körnern.

Krallen eines Beines untereinander gleich lang am ersten und zweiten Beinpaar; Haupt- und Nebenäste V-förmig divergierend, die Äste sichelförmig gekrümmt, basal leicht verdickt. Krallen eines Beines untereinander verschieden lang am dritten und vierten Beinpaar, die Nebenäste stark gekrümmt mit breiter Basis und verjüngter Spitze, Hauptäste besonders an der Spitze gekrümmt, mit kleinen, borstenartigen Nebenspitzen.

Länge 360 μ, Eier unbekannt.

Ein mir zur Nachuntersuchung vorliegendes Originaldauerpräparat Daday's enthält ein Individuum, das infolge von Microsporidieninfektion und Lage zur Erweiterung der Diagnose nicht viel beitragen konnte. An allen Extremitäten, an denen die Krallen erkennbar sind, finden sich Krallenmißbildungen, und zwar ziemlich unregelmäßige Vermehrungen, wie sie gelegentlich auch bei anderen Macrobiotiden vorkommen. Mit Sicherheit zu erkennen sind lediglich die Apophysen und die drei Macroplacoiden und der Bau einer Kralle am vierten Beinpaar, wahrscheinlich einer Hinterkralle, durch die sich die Genuszugehörigkeit der Art sicherstellen läßt. Daß an Beinpaar eins und zwei die Krallen anders als an Beinpaar drei und vier gebaut sind, ist nicht zu erkennen und auch sehr unwahrscheinlich; die Originalabbildungen der Krallen sind unbrauchbar für die Identifizierung der Species und bleiben deshalb hier fort. Der Hinweis des Autors auf die *Hypsibius spec. 13* erleichtert das Verständnis nicht, denn bei jener Art besteht kein besonderer Unterschied hinsichtlich des Krallentypus der verschiedenen Beine des Tieres. Vielleicht lagen dem Autor individuelle Variationen vor, wie sie gerade bezüglich der Krallengröße so überaus häufig sind, und es handelt sich um eine, freilich erst noch durch Auffindung der Eier und sachgemäße Beschreibung der übrigen Merkmale zu beurteilende neue oder auch bekannte Art, vielleicht um *H.* (*Isohypsibius*) *schaudinni*. Von der in der Originaldiagnose vermerkten habituellen Ähnlichkeit der Species mit *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *ornatus* ausgehend, in *H. tetronyx* die gleichfalls hygrophile f. *caelatus*, (vgl. S. 470), und zwar die glatte Form von dieser, sehen zu wollen, ist nach dem Habitus der Hinterkralle und der Zahl der Placoiden nicht möglich.

Vorkommen: Ostafrika, Nyassasee und Umgebung, im Wasser (24, p. 237).

Hypsibius mertoni (Richt.) [Spec. dub. et inquir.] (Fig. 355)

1911 *Macrobiotus Mertoni* F. Richters 159, p. 379, fig. 4.
1928 *Hypsibius mertoni* E. Marcus 81, p. 204, fig. 250.

Mittelgroß; glashell. Augenpigment meist vorhanden. Mundröhre 3 μ weit; Stilette säbelförmig, stark gekrümmt; Stiletträger fast vollständig gerade. Schlundkopf, nach der Abbildung zu urteilen, kugelig,

24 μ im Durchmesser, mit einem gekrümmten Stab und dahinter einem Korn. Beide Krallen eines Beines auffallend dünn, im übrigen aber verschieden gebaut; die kleinere, vordere Kralle mit gleich langem Haupt- und Nebenast, bei der größeren, hinteren der Hauptast länger (12 μ lang) als der Nebenast. Wie weit Haupt- und Nebenast basal vereinigt sind, ist noch unbekannt.

Länge 176—400 μ; Gelege von sechs glatten, im größten Durchmesser etwa 80 μ langen Eiern in der Cuticula.

Die Angaben über die Krallen rechtfertigen die Unterbringung der Art bei dem Genus *Hypsibius*.

Vorkommen: Keiinseln, Kei-Dulah (159, p. 379).

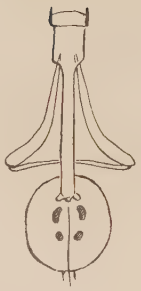


Fig. 355. *Hypsibius mertoni*, Schlundkopf. (Nach 159.)

Hypsibius paraguayensis (Richt.) [Spec. dub.]

1909 *Macrobiotus paraguayensis* F. Richters 156, p. 32.
1928 *Hypsibius paraguayensis* E. Marcus 81, p. 205.

Mittelgroß; glatt; sehr durchsichtig, ohne Augenpigment. Mundröhre sehr weit (6 μ). Schlundkopf länglich-oval, 42 μ lang, 33 μ breit. Einlagerungen, soweit zu erkennen, zwei Stäbe, von denen der erste doppelt so lang wie der zweite ist. Krallen eines Beines verschieden gebaut. Bei der kleineren, vorderen sind Haupt- und Nebenast gleich lang und von der gemeinsamen Basis ab gekrümmt. Bei der größeren, hinteren ist der am vierten Beinpaar bis 15 μ lange Hauptast viel länger als der Nebenast, basal gerade und erst an der Spitze gekrümmt.

Länge etwa 432 μ; Gelege von drei bis fünf glatten Eiern (größter Durchmesser 80 μ).

Die Art kann mangels Abbildung nicht als sicher umgrenzt gelten; die Genuszugehörigkeit erhellt aus der Beschreibung der Krallen.

Vorkommen: Südamerika, Paraguay (156, p. 32).

Hypsibius hemprichii Ehrbg. [Spec. dub.]

1848 *Hypsibius Hemprichii* C. G. Ehrenberg 35, p. 381.
1928 *Hypsibius hemprichii* E. Marcus 81, p. 216.

Rötlich; Augenpigment fehlt; glatt, weder granuliert noch gefeldert. Stilette zart. Bei den Krallen tritt der Hauptast der größeren Kralle deutlich hervor. Eier mit Ausschüssen versehen.

Länge 121 μ.

Die Diagnose dieser Art enthält keinen einzigen der zur Kennzeichnung des heutigen Genus *Hypsibius* verwendeten Charaktere. Sie bleibt eine Species dubia, ist daher als Genotypus ungeeignet und durch den an zweiter Stelle von Ehrenberg aufgeführten *Hypsibius oberhaeuseri* zu ersetzen. Die Wiederverwendung des Ehrenberg'schen

Genusnamens durch Thulin, die der vollständig neuen Kennzeichnung wegen von verschiedenen Seiten beanstandet wurde, war nomenklatorisch in dem Augenblick erforderlich, wo *oberhaeuseri* in die neu, das heißt von Thulin abgetrennte Gattung aufgenommen wurde.

Vorkommen: In Moos von den Cedern des Libanon (35, p. 381).

Hypsibius spec. 6 [Spec. inquir.] (Fig. 356)

1910 *Macrobiotus spec.* J. Murray 96, p. 142, tab. 18, fig. 32a—32c.
1928 *Hypsibius spec. 6* E. Marcus 81, p. 189, fig. 232.

Groß; mit fein granulierter Cuticula; Mundröhre eng; Stilette schwach, vor ihrer Basis scharf eingeknickt; Schlundkopf kurz-oval, mit zwei Stäben, von denen der erste doppelt so lang wie der zweite und ungefähr viermal so lang wie breit ist. Krallen U-förmig, Haupt- und Nebenast basal nur ein kurzes Stück weit vereinigt; Hauptast der größeren Kralle mit zwei dünnen Nebenspitzen. Jedes Bein an seiner Ansatzstelle mit hervortretendem Lateralhöcker.

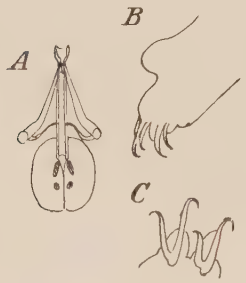


Fig. 356. *Hypsibius spec. 6.* A Schlundkopf; B Bein mit Höcker, lateral; C Krallen, ventral. (Nach 96.)

Länge 450 μ.

Ein Höcker am Bein, allerdings nur am letzten, kommt auch bei *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri* (109, p. 535) vor und ist dort ein sekundärer männlicher Sexualcharakter (183, p. 35); bei dem glatten *Hypsibius* (s. str.) *evelinae* (vgl. S. 514) finden sich höckerige Buckel an jedem Bein. Die selbständige Stellung der *Hypsibius spec. 6*, die in Ermangelung ausreichenden Materials nicht benannt werden konnte, ist sehr wahrscheinlich, zur Gattung *Hypsibius* gehört sie nach dem Bau der Krallen sicher.

Vorkommen: Australien, Blaue Berge (96, p. 142).

Hypsibius spec. 7 [Spec. inquir.] (Fig. 357)

1905 *Macrobiotus spec.* J. Murray 85, p. 693, tab. 3, fig. 17a—17c.
1928 *Hypsibius spec. 7* E. Marcus 81, p. 189, p. 233.

Mittelgroß, die ganze Cuticula sehr einheitlich und regelmäßig von einer sechseckigen Felderung bedeckt. Jedes Sechseck besteht aus einer seichten Vertiefung, die von einem erhabenen Rand umgeben ist. Die beiden kräftigen Krallen eines Beines sind nahezu gleich lang; der Haupt- und der Nebenast bei beiden in spitzem Winkel divergierend; Nebenspitzen fehlen. Am vierten Bein findet sich ein Höcker, wie bei *Hypsibius spec. 6* und bei *H.* (s. str.) *oberhaeuseri*-Männchen. Von dieser durch die eigenartige Skulpturierung der Cuticula gut gekennzeichneten *Hypsibius spec. 7* sind nur leere Cuticulae mit fünf sehr kleinen Eiern gefunden worden.

Während die 85, tab. 3, fig. 17c gezeichneten Krallen (Fig. 357C) sehr an den Bautypus von *Macrobiotus* erinnern, bedingt die Abbildung 17a auf Grund der Darstellung der Krallen, namentlich des ersten und vierten Beines (Fig. 357A), die Einordnung der Art bei *Hypsibius*. Richters (158, p. 275) beschreibt eine Art mit ähnlicher

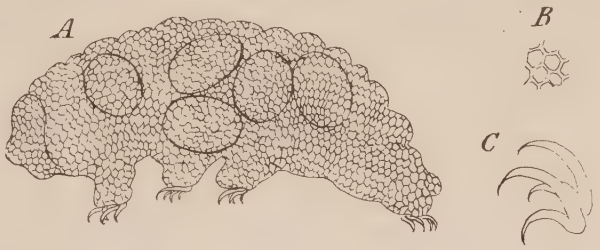


Fig. 357. *Hypsibius spec. 7.* A Gelege, lateral; B Skulptur der Cuticula; C Krallen, lateral. (Nach 85.)

Skulpturierung und kräftigen, kurzen Krallen und weist auch auf die hier im vorstehenden beschriebene *Hypsibius spec. 7* hin; da aber von Murray's Art die Schlundkopfeinlagerungen und von der Richters' die Eier nicht bekannt sind (vgl. *Hypsibius spec. 12*, S. 546), darf eine Vereinigung beider Species einstweilen nicht erfolgen.

Vorkommen: Schottland (85, p. 693).

Hypsibius spec. 8 [Spec. dub. et inquir.] (Fig. 358)

1911 *Macrobiotus spec.* F. Richters 159, p. 379, fig. 2, 3.
1928 *Hypsibius spec. 8* E. Marcus 81, p. 195, fig. 240.

Sehr klein. Nur Cysten bekannt, die tiefbraun sind und keine Beine, sondern nur stellenweise Fetzen von Cuticula mit Krallen erkennen lassen. In den Cysten ein hyaliner, zierlicher *Hypsibius* mit 2 μ weiter Mundröhre, säbelförmigen Stiletten mit kräftiger Furca und stark gebogenen Stiletträgern. Schlundkopf oval, 30 μ lang, mit Apophysen und drei von vorn nach hinten größer werdenden Körnern. Die beiden Krallen eines Beines untereinander verschieden, bei der kleineren Haupt- und Nebenast gleich lang und gekrümmt, bei der größeren der Hauptast länger (8 μ) und proximal gerade.

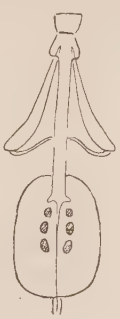


Fig. 358. *Hypsibius spec. 8*, Schlundkopf. (Nach 159.)

Länge der Cysten 128—160 μ; wahrscheinlich gehören einzeln abgelegte, glatte Eier, die ähnlich wie die von *Hypsibius* (s. str.) *antarcticus* (vgl. S. 504) an Moosblättchen und dergleichen festkleben sollen, zu dieser Art, deren Zugehörigkeit zur Gattung *Hypsibius* sich aus der Beschreibung der Krallen ergibt.

Vorkommen: Keiinseln (159, p. 379).

Hypsibius spec. 9 [Spec. inquir.] (Fig. 359)

1910 *Macrobiotus spec.* J. Murray 96, p. 174, tab. 21, fig. 60.
1928 *Hypsibius spec. 9* E. Marcus 81, p. 200, fig. 245.

Kaum mittelgroß; grau; Augenpigment fehlt. Mundröhre mittelweit; Stilette kräftig gekrümmt, mit großer Furca. Schlundkopf kurzoval, mit ansehnlichen Apophysen und zwei Stäben, ohne Komma. Der erste Stab dreimal so lang wie breit, in der Mitte von beiden Seiten her transversal eingezogen, also biskuitförmig gestaltet. Der zweite Stab nicht ganz doppelt so lang wie breit, ohne Einschnürung. Krallen denen von *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *canadensis* (vgl. S. 484) sehr ähnlich; die beiden Krallen eines Beines untereinander sehr verschieden lang, Haupt- und Nebenäste beider weit divergierend, nur basal vereinigt; die Hauptäste bei beiden länger als die Nebenäste; der Hauptast der größeren, hinteren Kralle sehr dünn; beinahe borstenartig.

Länge 300 μ; Eier unbekannt.

Die bisher nur in einem Exemplar gefundene Art ist durch den Modus der Einschnürung des ersten Schlundkopfstabes als wahrscheinlich selbständig gekennzeichnet und sicher zur Gattung *Hypsibius* gehörig, wie die Beschreibung der Krallen beweist.

Vorkommen: Britisch-Nordamerika, Rocky Mountains (96, p. 174)

Fig. 359. *Hypsibius spec. 9*, Schlundkopf. (Nach 96.)

Fig. 360. *Hypsibius spec. 13.* A Gelege, lateral; B Krallen des vierten Beines, ventral. (Nach 88.)

Hypsibius spec. 13 [Spec. inquir.] (Fig. 360)

1906 *Macrobiotus spec.* J. Murray 88, p. 330, tab. 3, fig. 8a, 8b.
1928 *Hypsibius spec. 13* E. Marcus 81, p. 215, fig. 262.

Nur Gelege mit Eiern bekannt. Klein; Krallen eines Beines verschieden gebaut; die kleinere, vordere mit ungefähr gleich langem Haupt- und Nebenast; bei der größeren Kralle der mit dünnen Nebenspitzen versehene Hauptast viel länger als der Nebenast. Glatte, elliptische Eier in der Cuticula.

Die Genuszugehörigkeit dieser Species steht nach dem Bau der Krallen fest; der Autor hält es für möglich, daß sie zu den hier im Subgenus *Diphascon* zusammengefaßten Species gehören könnte.

Vorkommen: Südorkneyinseln (88, p. 330).

Hypsibius spec. 14 [Spec. inquir.] (Fig. 361)

1910 *Macrobiotus spec.* J. Murray 96, p. 118, tab. 15, fig. 12.
1928 *Hypsibius spec. 14* E. Marcus 81, p. 215, fig. 263.

Nur im Simplexstadium bekannt. Groß; bei beiden Krallen eines Beines Haupt- und Nebenast an der Basis ein Stück weit vereinigt. Bei beiden Krallen der Nebenast viel kürzer als der Hauptast, der bei der größeren Kralle zwei Nebenspitzen trägt. Nebenast und Basalpartie der vorderen, kleineren Kralle annähernd gleich lang, bei der hinteren, größeren Kralle der Nebenast erheblich länger als die Basalpartie.

Fig. 361. *Hypsibius spec. 14*, Krallen. (Nach 96.)

Länge 550 μ.

Die Genuszugehörigkeit dieser kräftig bekrallten Species ist nach dem Bau der podialen Terminalorgane sicher; wahrscheinlich gehört sie zum Subgenus *Hypsibius* (s. str.), nach Murray's Angabe (96, p. 119) über die Lage des Schlundkopfes jedenfalls nicht zum Subgenus *Diphascon*.

Vorkommen: Macquarie-Inseln (96, p. 118).

4. Subgenus. *Diphascon* Plate 1889, Thulin 1928 char. emend.

Krallen vom dritten Typus (vgl. S. 465—466). Mundröhre zwischen den Stiletträgern und dem Schlundkopf verlängert und biegsam dieser Abschnitt wird als Schlundröhre bezeichnet.

Als Typus dieser durch Arten wie *Hypsibius* (*Calohypsibius*) *ornatus* f. *caelatus* und *Hypsibius* (s. str.) *conjungens* mit den übrigen Hypsibien verbundenen Untergattung hat die zuerst beschriebene Art *Diphascon chilenense* (109, p. 538) zu gelten (184, p. 241).

Anzahl der Species: 19, davon 4 unsichere.

Hypsibius (*Diphascon*) *bullatus* (J. Murr.) (Fig. 362)

1905 *Diphascon bullatum* J. Murray 84, p. 164, fig. 2a—2f.
1928 *Hypsibius bullatus* E. Marcus 81, p. 166, fig. 202.
1928 *Diphascon bullatum* G. Thulin 184, p. 241.

Kaum mittelgroß, breit, ohne Augenpigment; Körperquerschnitt dreilappig, d. h. zwei schmale Lateralfelder von der medianen Dorsalmasse getrennt; dorsal auf jedem der cuticularen Körperringel ein Paar rundlicher, niedriger Hervorragungen. Auf dem vorderen Teil des Körpers berühren die zu einem Paar gehörigen Fortsätze einander, in der hinteren Körperpartie sind sie weit getrennt. Stilette gekrümmt, caudal weit divergierend, mit Stiletträgern; Mundröhre lang, eng, der bewegliche Teil, die Schlundröhre länger als der Schlundkopf. Dieser breit elliptisch, fast so lang wie breit, mit zwei gleich großen, schmalen Stäben und einem Komma. Beine kurz, das vierte

Paar ungewöhnlich weit lateralwärts gerichtet, dadurch stark caudalwärts divergierend.

Länge 300 μ.

Die Skulpturierung der Cuticula unterscheidet die Art sicher von allen *Diphascon*-Arten.

Vorkommen: Schottland (84, p. 164); in Moos am Wannsee bei Berlin (Marcus det.).

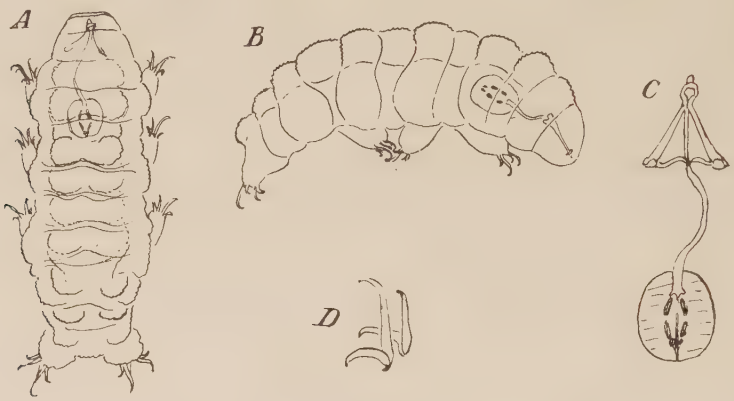


Fig. 362. *Hypsibius* (*Diphascon*) *bullatus*. A dorsal; B lateral; C Schlundkopf; D Krallen, lateral. (Nach 84.)

Hypsibius (*Diphascon*) *spitzbergensis* (Richt.) (Fig. 363)

1903 *Diphascon spitzbergense* F. Richters 136, p. 172.
1904 *Diphascon spitzbergense* F. Richters 140, p. 506, tab. 15, fig. 12, 13, tab. 16, fig. 21.
1911 *Hypsibius spitzbergensis* G. Thulin 183, p. 43, fig. 24—24b.
1928 *Hypsibius spitzbergensis* E. Marcus 81, p. 167, fig. 203.
1928 *Diphascon spitzbergense* G. Thulin 184, p. 241.

Mittelgroß; hyalin. Körper im ganzen sehr langgestreckt, aber ohne besondere Verlängerung der Schnauzenpartie; ohne Augenpigment; das Lumen der Mundröhre weit; der biegsame Teil der Mundröhre zwischen Stilettträgeransatzstelle und Schlundkopfeingang, die Schlundröhre, ebenso lang, etwas länger oder etwas kürzer als der Schlundkopf; dieser letzte doppelt so lang wie breit, cylindrisch, mit zwei dünnen Stäben und einem Komma, der hintere Stab bedeutend länger als der vordere. Krallen ziemlich kräftig; an den Hinterkrallen der drei vorderen Beinpaare reicht die Krallenhaut kaum weiter als bis an die Mitte des Hauptastes empor, an der äußeren Kralle des vierten Beines nicht bis zur Mitte.

Länge 400 μ; Gelege von zwei Eiern (78 $\times$ 60 μ) in der Cuticula.

Die auf Schlundkopf und Krallen bezüglichen Irrtümer der ersten Abbildung der Art hat G. Thulin (183, p. 43) bereits berichtigt. Die von J. Murray beschriebenen Stücke (85, p. 695, tab. 4, fig. 24a, b) müssen

als fraglich in ihrer Specieszugehörigkeit angesehen werden (98, p. 89). Gegenüber der von anderer Seite betonten Geringfügigkeit der Unterschiede der Art dem *Hypsibius* (*Diphascon*) *scoticus* (vgl. S. 530) gegenüber (56, p. 48), der ja auch tatsächlich in vielen Punkten, namentlich im Bau der Krallen, mit *Hypsibius* (*Diphascon*) *spitzbergensis* übereinstimmt, seien die bei *Hypsibius* (*D.*) *scoticus* viel engere und längere Schlundröhre und seine drei Schlundkopfstäbe als trennende Charaktere hervorgehoben.[1])

Vorkommen: Franz-Josephsland (161, p. 18); Spitzbergen (140, p. 506); Lappland; mittleres und südliches Schweden (183, p. 43); Finnland (102, p. 15); ? Schottland [Det. dub.] (85, p. 695); Mark Brandenburg, bei Rheinsberg (81, p. 167).

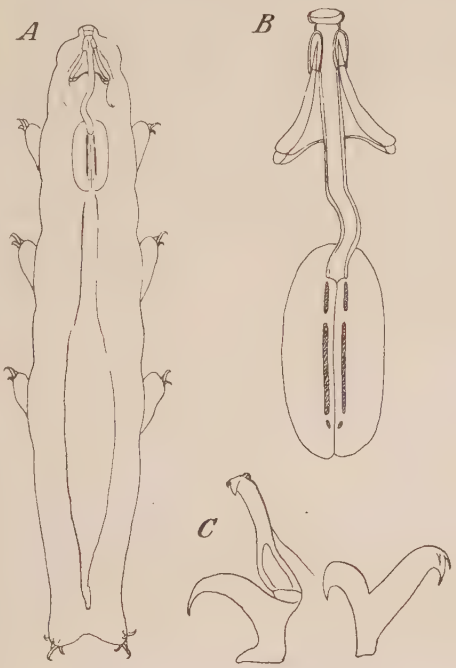


Fig. 363. *Hypsibius* (*Diphascon*) *spitzbergensis*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen des vierten Beines. (Nach 183.)

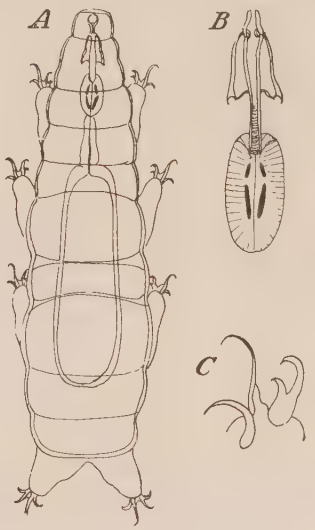


Fig. 364. *Hypsibius* (*Diphascon*) *angustatus*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen, ventral. (Nach 85.)

Hypsibius (*Diphascon*) *angustatus* (J. Murr.) (Fig. 364)

1905 *Diphascon angustatum* J. Murray 85, p. 695, tab. 4, fig. 25a—25c.
1928 *Hypsibius angustatus* E. Marcus 81, p. 167, fig. 204.
1928 *Diphascon angustatum* G. Thulin 184, p. 241.

Groß; hyalin; ohne Augenpigment. Über dem dritten Beinpaar am breitesten, von dort aus rostralwärts verjüngt, bis zu der schnauzen-

[1]) Was G. Rahm neuerdings als *Macrobiotus spitzbergensis* nom. nov. benannt hat (125, p. 16), ist eine von A. Th. v. Goës als dem *Macrobiotus* (heute *Hypsibius*) *dujardini* (Doy.) nahestehend bezeichnete Form (46, p. 18), die weder beschrieben noch abgebildet wurde und daher auch nicht zu benennen ist.

artig verlängerten, schmalen Kopfpartie hin. Mundöffnung und Mundhöhle weit, Stilette gerade, caudalwärts nur wenig divergierend, mit kleinen, biegsamen Stiletträgern. Schlundröhre sehr weit und deutlich kürzer als der Schlundkopf, beinahe starr, mit ringelartigen Strukturen am Schlundkopfeingang. Der Schlundkopf cylindrisch, eng, doppelt so lang wie breit, mit zwei Stäben, von denen gewöhnlich der vordere kurz, der hintere doppelt so lang ist, wie der erste; Komma fehlt. Es kann der vordere Stab auch länger sein, sodaß der Unterschied gegenüber dem hinteren weniger ausgesprochen wird, und beide Stäbe können schmaler sein, als hier abgebildet (93, p. 678). Oesophagus lang und dickwandig; über die Länge liegen exakte Angaben nicht vor. Die Behauptung Richters', daß bei den Hypsibien mit langer Schlundröhre (des Subgenus *Diphascon* vorliegender Darstellung) nie Chlorophyll im Magen vorkäme, und diese sich von tierischen Nahrungsstoffen ernährten, hat sich nicht bestätigt.

Vorkommen: Franz-Josephsland; Spitzbergen (93, p. 671, 672); Shetlandinseln (91, p. 644); Schottland (85, p. 695); Irland (99, p. 3); Alpen, Rhätikon, Lüner See, 1950 m (58, p. 777).

Hypsibius (*Diphascon*) *spec. 1* [Spec. dub. et inquir.]

1907 *Diphascon spec.* J. Murray 93, p. 678.
1928 *Hypsibius spec. 1* E. Marcus 81, p. 168.

Mit weiter, relativ kurzer Schlundröhre; im Schlundkopf zwischen Apophyse und Komma vier kurze Stäbe. Der Autor vergleicht diese mangels ausführlicher Beschreibung und Abbildung unsichere Art mit *Hypsibius* (*Diphascon*) *chilenensis* (vgl. S. 538), aber dieser hat zwischen Apophyse und Komma nur drei kurze Schlundkopfstäbe und außerdem eine sehr lange, sehr enge Schlundröhre.

Vorkommen: Arktis, ohne nähere Angabe (79, p. 678).

Hypsibius (*Diphascon*) *belgicae* (Richt.) (Fig. 365)

1911 *Diphascon belgicae* F. Richters 161, p. 17, tab. 2, fig. 20.
1928 *Hypsibius belgicae* E. Marcus 81, p. 168, fig. 205.
1928 *Diphascon Belgicae* G. Thulin 184, p. 241.

Groß; ohne Augenpigment. Schlundröhre sehr lang, etwa 2,5 μ weit. Stilette gekrümmt; Schlundkopf langgestreckt, cylindrisch, 51 μ lang, 21 μ breit; Einlagerungen zwei dünne (1 μ breite) Stäbe, von denen der hintere doppelt so lang wie der vordere ist; Komma vorhanden.

Länge 496 μ.

Richters' Beschreibung der vierten Kralle habe ich deshalb nicht in die Diagnose der Species aufnehmen können, weil der von ihm ge-

schilderte Charakter, wie der Autor schon aus der Literatur (88, p. 331, tab. 4, fig. 17) hätte entnehmen können, in der *Diphascon*-Gruppe ganz allgemein und darüber hinaus auch bei vielen anderen *Hypsibius*-Arten zu finden ist. Das von mir determinierte Stück konnte erst, nachdem es bereits zu anatomischen Untersuchungen mikrotomiert worden war, auf Grund des Schlundkopfes identifiziert werden, weshalb eine ergänzende Beschreibung der Krallen zurzeit nicht gegeben werden kann.

Vorkommen: Spitzbergen (161, p. 17); Bäreninsel (160, p. 286); in Moos am Wannsee bei Berlin (81, p. 169).

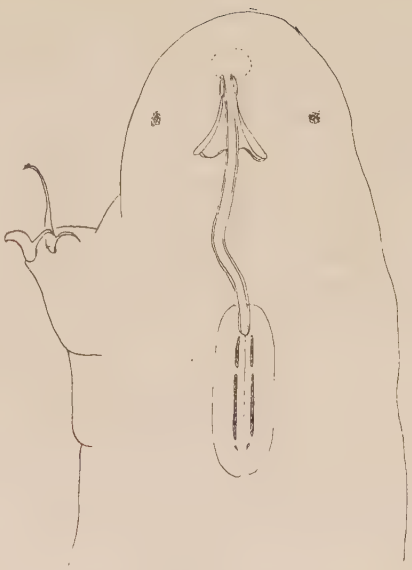


Fig. 365. *Hypsibius* (*Diphascon*) *belgicae*, Habitus des Vorderkörpers. (Nach 161.)

Hypsibius (*Diphascon*) *scoticus* (J. Murr.) (Fig. 366)

1905 *Diphascon scoticum* J. Murray 84, p. 162, fig. 1a—1c.
1908 [07] *Diphascon crozetense* F. Richters 149, p. 297, tab. 19, fig. 38, tab. 20, fig. 12.
1911 *Hypsibius scoticus* G. Thulin 183, p. 41, fig. 22—22b.
1928 *Hypsibius scoticus* E. Marcus 81, p. 169, fig. 206.
1928 *Diphascon scoticum* G. Thulin 184, p. 241.

Mittelgroß bis groß; hyalin, ohne Augenpigment. Körperform sehr langgestreckt. Stilette caudalwärts weit divergierend. Mundröhre eng und lang; die Schlundröhre so lang wie der Schlundkopf, dieser langgestreckt, zweimal so lang wie breit, vorn etwas schmaler als hinten. Apophysen schwach ausgebildet; drei lange, dünne Stäbe und ein Komma; von den Stäben ist der mittlere stets der kürzeste und der hinterste der längste; die Längenverhältnisse im einzelnen aber sind variabel, oft sogar in den verschiedenen Reihen bei ein und demselben Individuum. Krallen ziemlich kräftig; an den hinteren, das heißt äußeren Krallen der drei vorderen Beinpaare reicht die Krallenhaut kaum weiter als bis an die Mitte des Hauptastes empor, an der Hinterkralle des vierten Beinpaares nicht bis zur Mitte.

Länge 378 μ, aber auch bis zu 462 μ.

Bei nicht sicher bestimmtem südshetländischem Material (153, p. 11) und dem sicher hierher gehörigen *H.* (*D.*) *crozetensis* (149, p. 297) wird zwischen dem hintersten Schlundkopfstab und dem Komma noch ein kugeliges Körnchen erwähnt. Vielleicht ist dieses Körnchen das

Microplacoid (Komma) und das ursprünglich als Komma gedeutete Gebilde ein Septulum (vgl. Fig. 45; S. 77, 399). J. Murray gibt linsenförmige Körper in der Magenwand als charakteristisch für die Art an (86, p. 29), aber diese finden sich auch bei anderen Arten, es sind Exkretkristalle (78, p. 134). Sellnicks Bedenken an der Zugehörigkeit seiner des Kommas entbehrenden Stücke zu *H.* (*D.*) *scoticus* (177, p. 211) teile ich deshalb nicht, weil das Komma bei vielen Species mit Komma gelegentlich in einer oder in mehreren der drei Reihen fehlt oder auch sehr oft nicht zu erkennen ist. Diagnose und Abbildung des *H.* (*D.*) *crozetensis* erweisen seine Identität mit *H.* (*D.*) *scoticus*, die J. Murray

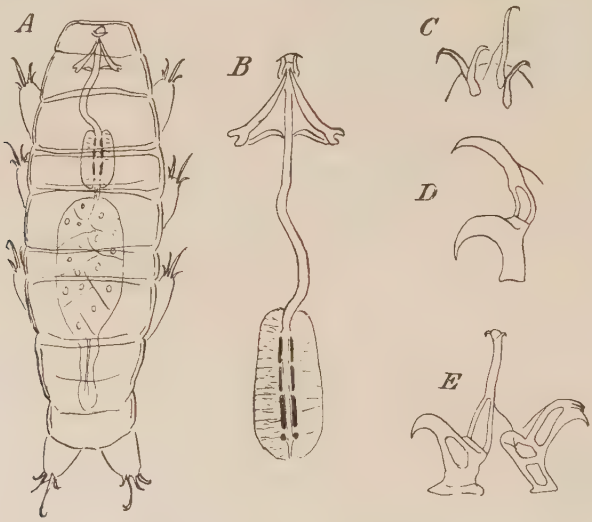


Fig. 366. *Hypsibius* (*Diphascon*) *scoticus*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen schottischer Stücke in älterer Darstellung, ventral; D Hinterkralle des zweiten Beines; E Krallen des vierten Beines (D und E schwedische Stücke in neuerer Darstellung). (A, B, C nach 84; D, E nach 183.)

zuerst erkannt (96, p. 119) und später auch Richters selber eingesehen hat (161, p. 17). Auf die von F. Heinis betonte Ähnlichkeit des *H.* (*D.*) *scoticus* mit *H.* (*D.*) *spitzbergensis* (56, p. 48) war bei Besprechung des *H.* (*D.*) *spitzbergensis* bereits hingewiesen worden (vgl. S. 527). Beide Arten zeigen, wie so manche andere Tardigradenarten, wie ungeeignet geographische Speciesnamen für Tardigraden sind.

F. Heinis (56, p. 34) hielt die Art für eine nordische Form, die in unseren Breiten nur in Hochmooren, in *Sphagnum*, vorkommt. Das ist jedoch, wie die seitdem publizierten südamerikanischen und südafrikanischen Fundangaben beweisen, nicht aufrechtzuerhalten.

Vorkommen: Franz-Josephsland; Spitzbergen (93, p. 672, 671); Süd-, Mittel- und Nordschweden: Lappland (183, p. 41); Südwestschweden (17, p. 142); Finnland (102, p. 15); Faröer (177, p. 211);

Schottland, bis 1200 m (84, p. 162; 86, p. 29); Irland (99, p. 3); Moos am Wannsee bei Berlin (Marcus det.); Schwarzwald, in *Sphagnum*-Hochmoor, 750 m (56, p. 34); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (121, p. 20); Frankreich (125, p. 10); Kapland (100, p. 143); Australien, Blaue Berge, 700—1000 m (96, p. 143); Südneuseeland, Stewartinsel (96, p. 119); Britisch Columbia, Vancouverinsel; Rocky Mountains (96, p. 176); Südamerika, Colombia (59, p. 719); Peru, 4300 m (101, p. 28); ? Südshetlandinseln [Det. dub.] (153, p. 11); Crozetgruppe, Possessioninsel (149, p. 297).

Hypsibius (*Diphascon*) *scoticus* (J. Murr.) forma *ommatophorus* Thul. (Fig. 367)

1911 *Hypsibius scoticus* var. *ommatophorus* G. Thulin 183, p. 41, fig. 23—23c.
1928 *Hypsibius scoticus* f. *ommatophorus* E. Marcus 81, p. 170, fig. 207.
1928 *Diphascon scoticum* var. *ommatophorum* G. Thulin 184, p. 241.

Mittelgroß; Körper erheblich in die Länge gestreckt; mit Augenpigment. Buccalapparat sehr ähnlich wie bei *Hypsibius scoticus*. Die beiden Krallen eines Beines sehr verschieden ausgebildet; der Hauptast der hinteren oder äußeren Kralle noch mehr verlängert als bei *Hypsibius scoticus*. Das Verhältnis von Basalstück samt Hauptast zu Basalstück samt Nebenast — beide Abstände geradlinig von der Krallenbasis bis zur distalen Spitze des betreffenden Astes gemessen — beträgt bei *scoticus* für Beinpaar eins bis drei etwa 2 : 1, bei *ommatophorus* 2,7 : 1; für Beinpaar vier bei *scoticus* 1,85 : 1, bei *ommatophorus* 2,5 : 1. Außerdem reicht bei *ommatophorus* die Krallenhaut am Beinpaar eins bis drei fast bis an die Spitze des Hauptastes der äußeren Kralle, sowie am vierten Beinpaar weit über die Mitte hinaus.

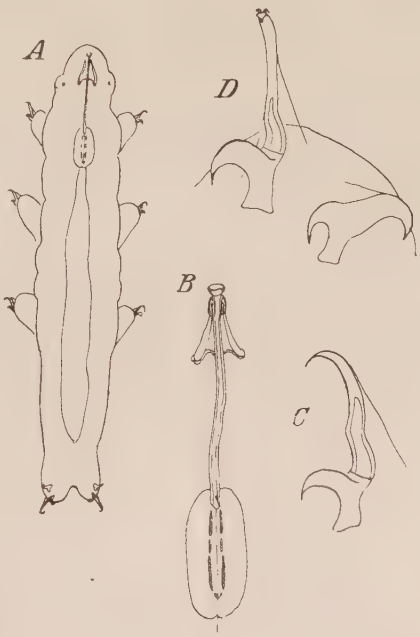


Fig. 367. *Hypsibius* (*Diphascon*) *scoticus* f. *ommatophorus*. A dorsal; B Schlundkopf; C Hinterkralle des zweiten Beines; D Krallen des vierten Beines, ventral. (Nach 183.)

Länge bis zu 318 μ.

Zwischen *scoticus* und der f. *ommatophorus* kommen Übergänge vor, nämlich Tiere mit Augenpigment, mit Krallenproportionen wie bei *scoticus* und mit einer Ausdehnung der Krallenhaut wie bei der f. *ommatophorus*.

Vorkommen: Nordschweden, Lappland (183, p. 41).

Hypsibius (*Diphascon*) *prorsirostris* (Thul.) (Fig. 368)

1928 *Diphascon prorsirostre* G. Thulin 184, p. 256, fig. 27.

Mittelgroß; Körper schlank. Vorderkopf dorsal vom Munde fliehend; Mundöffnung terminal gelegen. Extremitäten verhältnismäßig kräftig, das vierte Paar caudalwärts herausragend. Augenpigment fehlt. Mundröhre ziemlich dünn; ihr mittlerer Teil, also die Schlundröhre, etwa ebenso lang wie der Schlundkopf, der eine gestreckte, ovale bis eiförmige Gestalt hat. Placoidenreihen von etwa der halben Länge des Schlundkopfes, aus drei dünnen Stäbchen zusammengesetzt, die vom ersten zum dritten an Länge zunehmen. Apophysen vorhanden, kein Komma. Krallen von mittlerer Länge, denen von *H.* (*D.*) *scoticus* ähnlich.

Fig. 368. *Hypsibius* (*Diphascon*) *prorsirostris*, lateral. (Nach 184.)

Länge 247 μ (ein Exemplar aus Mecklenburg) bzw. 321 μ (ein Exemplar aus Schottland). Schlundkopflänge 105 bzw. 91 ms; Hinterkralle IV 43 bzw. 38 ms. Krallenlängenindex (IV) 1,63 : 1 bzw. 1,56 : 1; äußerer Durchmesser der Mundröhre 7,1 bzw. 7,4 cph. Mundring (Mundhöhlenwand) plus vorderer Abschnitt der Mundröhre, das heißt bis zur Ansatzstelle der Stilettträger 64 bzw. 61 cph, mittlerer Abschnitt der Mundröhre, das heißt Schlundröhre, 90 bzw. 105 cph. Schlundkopfbreite 58 bzw. 62 cph, Placoidenreihe 51 bzw. 52 cph. Länge der Placoiden 11,9, 14,8 und 20,8 cph bzw. 11,6, 15,8 und 21,5 cph. Breite der Placoiden 4,2 cph.

Vorkommen: Südschweden; Schottland; Norddeutschland, Mecklenburg, überall in Moos (184, p. 256).

Hypsibius (*Diphascon*) *arduifrons* (Thul.) (Fig. 369)

1928 *Diphascon arduifrons* G. Thulin 184, p. 257, fig. 28.

Ziemlich klein; Körper hinten dick, vor dem zweiten Beinpaar rostralwärts erheblich verjüngt. Vorderkopf dorsalwärts von der schief nach unten gerichteten, also subventral gelegenen Mundöffnung vorgewölbt. Augenpigment fehlt. Mundröhre sehr dünn. Schlundröhre ebenso lang wie der große, gestreckt eiförmige Schlundkopf. Placoidenreihen länger als die halbe Schlundkopflänge, jede Reihe drei dünne Stäbchen enthaltend, von denen das kleinste vorn, das größte hinten gelegen ist. Apophysen vorhanden. Komma fehlt. Krallen wie bei der vorigen Art.

Länge 284 μ. Schlundkopflänge 35,9 μ = 126 ms. Hinterkralle IV 12,8 μ = 45 ms. Krallenlängenindex 1,50 : 1. Äußerer Durchmesser der Mundröhre 4,7 cph. Mundring plus vorderer Abschnitt der Mundröhre [vgl. *H.* (*D.*) *prorsirostris*] 45 cph, mittlerer Abschnitt der Mundröhre (Schlundröhre) 99 cph. Schlundkopfbreite 55 cph. Placoidenreihe 55 cph. Länge der Placoiden 13,7, 14,8 und 22,5 cph. Breite der Placoiden 2,7 cph.

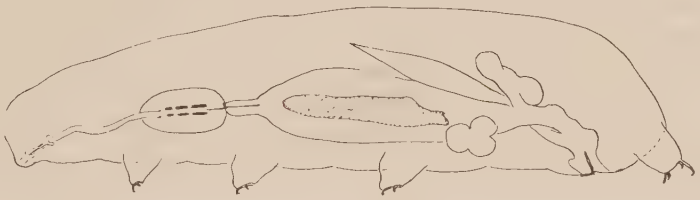


Fig. 369. *Hypsibius* (*Diphascon*) *arduifrons*, lateral. (Nach 184.)

Die Art ist von der vorigen an dem sehr abweichenden Habitus, namentlich dem Bau des Vorderkopfes und dem längeren Buccalapparat, zu unterscheiden. Beide ähneln dem *H.* (*D.*) *scoticus*, aber dieser hat viel längere Macroplacoidenreihen, die 68% der Schlundkopflänge erreichen und besitzt außerdem Microplacoiden.

Vorkommen: Nordschweden, in Lappland, etwa 1200 m; Sibirien, Altai, in der Nähe des Telezkisees, an beiden Stellen in Moos (184, p. 257).

Hypsibius (*Diphascon*) *vancouverensis* Thul. (Fig. 370)

1910 *Diphascon canadense* J. Murray 96, p. 176, tab. 21, fig. 62a—62c.
1911 *Hypsibius vancouverensis* G. Thulin 183, p. 28.
1928 *Hypsibius vancouverensis* E. Marcus 81, p. 171, fig. 209.
1928 *Diphascon canadense* G. Thulin 184, p. 241.

Klein; hyalin, ohne Augenpigment. Körperform schmal, länglich. Mund- und Schlundröhre lang. 50—60 μ, und sehr eng, etwas über 1 μ im Durchmesser. Schlundkopf kugelig, 25 μ im Durchmesser, mit zwei Stäben und einem Komma. Der vordere Stab etwa doppelt so lang wie breit, der hintere etwa ebenso lang wie breit. Die größere Kralle 12—15 μ lang, ihr Hauptast sehr schlank, der Nebenast ziemlich dick; die kleinere, vordere oder innere Kralle ist dünner, mit nur basal vereinigtem Haupt- und Nebenast.

Länge bis zu 250 μ.

Die Neubenennung der Art durch Thulin (183, p. 28) wurde notwendig durch die von

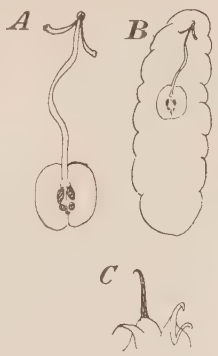


Fig. 370. *Hypsibius* (*Diphascon*) *vancouverensis*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen, ventral. (Nach 96.)

ihm vorgenommene Einordnung des *Macrobiotus canadensis* (96, p. 171) (vgl. S. 484) in das Genus *Hypsibius* und die Einbeziehung des Genus *Diphascon* Plate (109, p. 537) in dieselbe Gattung. Wenn hier zwischen diesem ersten Verfahren Thulin's und seiner neuen, aus praktischen Gründen erfolgten (184, p. 242) Wiederaufnahme von *Diphascon* als eigener Gattung die Mitte gehalten wird durch Verwendung der Bezeichnung *Diphascon* als Untergattungsname, so muß die Speciesbezeichnung *vancouverensis* statt *canadensis*, entsprechend der ersten Änderung Thulin's beibehalten werden.

Vorkommen: Britisch Columbia, Vancouverinsel, Victoria (96, p. 176).

Hypsibius (*Diphascon*) *oculatus* (J. Murr.) (Fig. 371)

1906 *Diphascon oculatum* J. Murray 87, p. 216, tab. 5, fig. 1a—1c.
1911 *Hypsibius oculatus* G. Thulin 183, p. 38, fig. 21—21b.
1928 *Hypsibius oculatus* E. Marcus 81, p. 172, fig. 210.
1928 *Diphascon oculatum* G. Thulin 184, p. 241.

Mittelgroß; farblos; Augenpigment vorhanden. Körperform schmal, in der Mitte am breitesten. Stilette gebogen, Mundröhre eng, Schlundröhre sehr lang; Schlundkopf fast kugelig, 33 μ lang, 26 μ breit, mit Apophysen, zwei Stäben und Komma; der vordere Stab im typischen Material kaum länger als der hintere und nahezu ebenso lang wie breit. Krallen kräftig entwickelt. Hauptast der hinteren Kralle von der Basis an gleichmäßig dick und sehr lang, von der Basis aus 21 μ, mit einer schwach lichtbrechenden Partie, die sowohl von einem Ausschuß der Krallenbasis, wie auch von der stärker lichtbrechenden Endpartie der Kralle scharf abgesetzt ist.

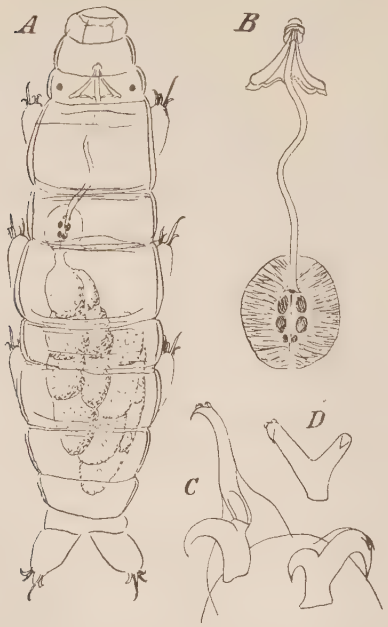


Fig. 371. *Hypsibius* (*Diphascon*) *oculatus*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen des vierten, rechten Beines, ventral; D Vorderkralle des linken, vierten Beines, Ventralansicht am kontrahierten Bein. (A, B nach 87; C, D nach 183.)

Länge bis zu 374 μ; Gelege drei bis fünf ovale Eier (51 × 63 μ), im Ovar mancher Tiere bis acht Eier.

Die Art ist von der vorigen durch ihren nicht ganz kugeligen Schlundkopf, die angegebenen Größenverhältnisse des vorderen Schlundkopfstabes und die hier kürzere und dickere Vorderkralle unterschieden. Da aber J. Murray selbst dem Fehlen oder Vorhandensein des Augenpigmentes mit Recht wenig Wert zur Speciestrennung beimißt,

obwohl gerade in der *Diphascon*-Gruppe in dieser Hinsicht keine erhebliche Variabilität zu beobachten ist (96, p. 176), da ferner THULIN's Material einen kugeligen Schlundkopf aufweist, dessen vorderer Stab etwas gebogen, länger als breit und auch länger als der hintere Stab ist, so erscheint die Trennung beider Species schwer durchführbar. Kommt schließlich noch eine Art wie *Hypsibius* (*Diphascon*) *recamieri* (siehe unten) hinzu, die Augenpigment wie *Hypsibius* (*Diphascon*) *oculatus* und auch ziemlich ähnliche Schlundkopfform besitzt, und bei der, abgesehen von der geringeren Dicke der Schlundkopfstäbe, der längere, vordere und der kürzere, hintere Stab auftreten wie bei *Hypsibius* (*Diphascon*) *vancouverensis*, so muß man hier jedenfalls von einer in sich wenig differenzierten Artengruppe sprechen, deren einzelne Komponenten mit zunehmender Kenntnis vielleicht als zu einer Species gehörig anzusehen sein werden.

Vorkommen: Nordschweden; Lappland (183, p. 38); Finnland (102, p. 14); Schottland (87, p. 216); Frankreich (125, p. 16).

Hypsibius (*Diphascon*) *spec. 2* [Spec. dub. et inquir.]

1907 *Diphascon spec.* J. MURRAY 92, p. 272.
1928 *Hypsibius spec. 2* E. MARCUS 81, p. 173.

Eine sehr kleine Form im Simplexstadium mit sehr langer, enger Mund- und Schlundröhre, kurz-ovalem Schlundkopf, zwei kurzen Stäben und Komma. Diese zweifelhafte Art kann nur in der Nähe derjenigen Arten eingeordnet werden, die ähnliche Schlundkopfform und Einlagerungen besitzen.

Vorkommen: Himalaja (92, p. 272).

Hypsibius (*Diphascon*) *recamieri* (RICHT.) (Fig. 372)

1911 *Diphascon Recamieri* F. RICHTERS 161, p. 17, tab. 2, fig. 19.
1928 *Hypsibius recamieri* E. MARCUS 81, p. 173, fig. 211.
1928 *Diphascon Recamieri* G. THULIN 184, p. 241.

Groß; mit Augenpigment, Mund- und Schlundröhre sehr lang und mäßig eng (2 μ). Schlundkopf länglich-oval, 39 μ lang, 24 μ breit, mit zwei dünnen Stäben und Komma; der vordere Stab ist länger als der hintere.

Länge 416 μ.

Über das Verhältnis der durch Beschreibung wie Abbildung nur unzureichend gekennzeichneten Species zu *Hypsibius* (*Diphascon*) *vancouverensis* und *oculatus* war bei Erörterung des letzten (siehe oben) gesprochen worden.

Vorkommen: Grönland; Spitzbergen (161, p. 17).

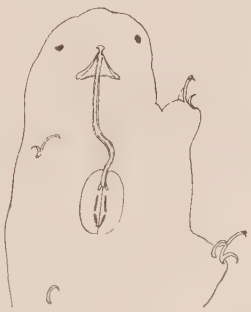


Fig. 372. *Hypsibius* (*Diphascon*) *recamieri*, Vorderkörper gequetscht (nach Mikrophotographie. (Nach 161.)

Hypsibius (*Diphascon*) *spec. 3* [Spec. inquir.] (Fig. 373)

1907 *Diphascon spec.* J. Murray 93, p. 678, tab. 2, fig. 10.
1928 *Hypsibius spec. 3* E. Marcus 81, p. 173, fig. 212.

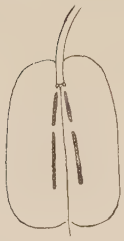


Fig. 373. *Hypsibius* (*Diphascon*) *spec. 3*, Schlundkopf. (Nach 93).

Die Schlundkopfeinlagerungen der Art ähneln denen des *Hypsibius* (*Diphascon*) *angustatus*, insofern auch hier zwei Stäbe vorhanden sind, deren vorderer kurz und deren hinterer etwa doppelt so lang wie der erste ist; Komma fehlt. Der breitere und kürzere Schlundkopf und die lange, enge Schlundröhre unterscheiden die Species von *Hypsibius* (*Diphascon*) *angustatus*, doch bleibt sie in Ermangelung einer ausführlichen Beschreibung unsicher.

Vorkommen: Arktis, ohne nähere Angabe (93, p. 678).

Hypsibius (*Diphascon*) *alpinus* (J. Murr.) (Fig. 374)

1906 *Diphascon alpinum* J. Murray 86, p. 29, tab. 3, fig. 1—3.
1906 *Diphascon alpinum* J. Murray 88, p. 332, tab. 4, fig. 11a—11c.
1928 *Hypsibius alpinus* E. Marcus 81, p. 173, fig. 213.
1928 *Diphascon alpinum* G. Thulin 184, p. 241.

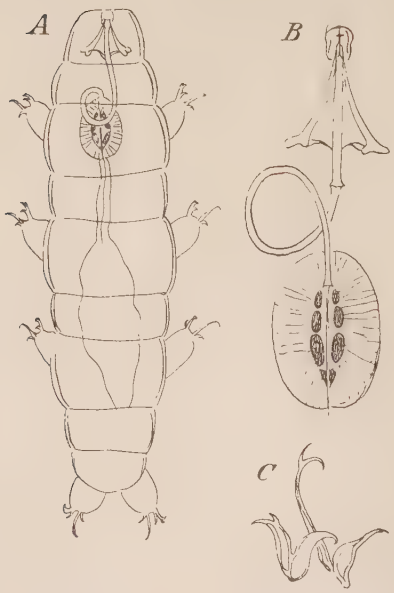


Fig. 374. *Hypsibius* (*Diphascon*) *alpinus*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen des linken vierten Beines, ventral. (A, C nach 88; B nach 86 und 88, verändert.)

Mittelgroß; langgestreckt und schmal; weißlich oder hyalin, ohne Augenpigment; Stilette kurz, gekrümmt; Mund- und Schlundröhre sehr lang, eng; der Schlundkopf kurz-oval, mit drei Stäben und einem Komma. Die Stäbe nehmen von vorn nach hinten an Länge und Dicke zu, der dritte ist etwa dreimal so lang wie breit. Die innere und vordere Kralle ist kurz und sehr dick, mit starken Nebenspitzen am Hauptast, die äußere oder hintere Kralle hat einen sehr langen Hauptast mit feinen Nebenspitzen.

Länge bis 360 μ; Gelege von acht Eiern (48 μ im Durchmesser) gehören wahrscheinlich zu dieser Art (153, p. 10).

Das Komma ist nicht immer vorhanden oder zu sehen. Von *Hyp-*

sibius (*Diphascon*) *spitzbergensis* (vgl. S. 526), dem die Art in der Form des Schlundkopfes ähnelt, unterscheidet sie sich durch die Schlundkopfeinlagerungen, die viel engere und längere Schlundröhre und die kürzeren und dickeren Krallen. *Hypsibius* (*Diphascon*) *angustatus* (vgl. S. 527) hat die eigentümliche Körperform, fast gerade, also caudalwärts wenig divergierende Stilette, einen schmalen Schlundkopf mit anderen Einlagerungen und eine kurze, weite Schlundröhre. Die Arten, bei denen, wie hier, die Schlundröhre lang und eng ist, haben alle längere Krallen, außerdem ist *H.* (*D.*) *bullatus* (vgl. S. 525) durch seine Cuticularskulpturierung, *H.* (*D.*) *scoticus* (vgl. S. 529) durch den cylindrischen Schlundkopf mit dünnen, geraden, einander parallelen Stäben deutlich von *Hypsibius* (*Diphascon*) *alpinus* getrennt. Die Form des Schlundkopfes und dessen Einlagerungen unterscheiden die Art von dem außerdem kürzeren und relativ breiteren *H.* (*D.*) *chilenensis*. Das in Murray's zweiter Abbildung (88, tab. 4, fig. 11b) außerordentlich stark gezeichnete Komma könnte auch nach seiner Lage ein Septulum (vgl. Fig. 45, S. 74) sein, wie es bei *H.* (*D.*) *chilenensis* auftritt, freilich findet sich ein ähnlich großes Komma auch bei anderen Arten dieses Subgenus (85, tab. 4, fig. 24b), und das Septulum des *H.* (*D.*) *chilenensis* hat Murray vollständig zutreffend und anders als das Komma bei *H.* (*D.*) *alpinus* abgebildet (85, tab. 4, fig. 23b) (vgl. Fig. 377B).

Vorkommen: Spitzbergen (93, p. 670); Finnland (102, p. 15); Schottland (86, p. 29); Voralpen, bei Freiburg-Schweiz (122, p. 6); Vorarlberg, Vallüla, 2800 m (81, p. 174); Tirol, Kitzbühel (81, p. 174); Britisch Ostafrika, Uganda (100, p. 143); Neuseeland, Südinsel (96, p. 119); Kanada, Rocky Mountains (96, p. 175); Südorkneyinseln (88, p. 332); Südshetlandinseln; Ludwig-Philippsland (153, p. 10); Antarktis, Victorialand, zwischen Lat. 77° 30′ S. und 78° S. (96, p. 100).

Hypsibius (*Diphascon*) *tenuis* (Thul.) (Fig. 375)

1928 *Diphascon tenue* G. Thulin 184, p. 255, fig. 26.

Klein; Körper schlank, rostralwärts wenig dünner werdend. Mundöffnung subventral. Extremitäten klein, das letzte Paar kaum über das Körperende hinausragend. Augenpigment fehlt. Mundröhre sehr eng; die Schlundröhre um zwei Drittel länger als der ovale Schlundkopf. Die Placoidenreihen erreichen nicht die halbe Schlundkopflänge, jede Reihe besteht aus drei dünnen Stäbchen, von denen das erste wenig kürzer ist als das zweite, das dritte ist um ein Drittel länger. Apophysen und Komma fehlen. Krallen klein, mit kurzer Basalpartie und schlanken Ästen.

Länge 231 μ. Schlundkopflänge 21,6 μ = 94 ms. Hinterkralle IV 6,7 μ = 28 ms. Krallenlängenindex (IV) 1,33 : 1. Äußerer Durchmesser der Mundröhre 5,2 cph. Mundhöhlenwand (Mundring) plus vorderer Abschnitt der Mundröhre, das heißt bis zur Ansatzstelle der Stilett-

träger, 57 cph. mittlerer Abschnitt der Mundröhre zwischen Stilettträgern und Schlundkopf, also Schlundröhre, 170 cph. Schlundkopfbreite 70 cph. Placoidenreihe 45 cph. Länge der Placoiden 11,1, 12,5 und 16,8 cph. Breite der Placoiden 4,0 cph.

Die Art ist dem gleichfalls kleinkralligen *H.* (*D.*) *alpinus* sehr ähnlich, sie unterscheidet sich von ihr durch die Kürze der Placoidenreihe,

Fig. 375. *Hypsibius* (*Diphascon*) *tenuis*, lateral. (Nach 184.)

das Fehlen von Apophysen und Komma, sowie dadurch, daß die Placoiden bei ihr alle gleich dünn sind.

Vorkommen: Faröer, 250 m, in Moos (184, p. 256).

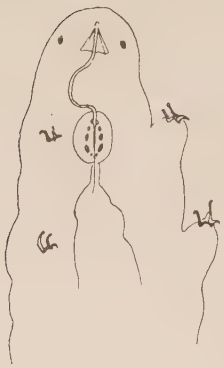


Fig. 376. *Hypsibius* (*Diphascon*) *stappersi*, Vorderkörper, ventral, nach Mikrophotographie. (Nach 161.)

Hypsibius (*Diphascon*) *stappersi* (Richt.) (Fig. 376)

1911 *Diphascon Stappersi* F. Richters 161, p. 17, tab. 2, fig. 18.
1928 *Hypsibius stappersi* E. Marcus 81, p. 174, fig. 214.
1928 *Diphascon Stappersi* G. Thulin 184, p. 241.

Klein; mit Augenpigment; Mund- und Schlundröhre sehr eng, 1 μ im Durchmesser; Schlundkopf kurz-oval, 24 μ lang, 18 μ breit, also annähernd kugelig; als Einlagerungen drei von vorn nach hinten an Größe zunehmende Stäbe und ein Komma.

Länge 224 μ; Gelege mit einem Ei beobachtet.

Vorkommen: Spitzbergen (161, p. 17); Bäreninsel (160, p. 286).

Hypsibius (*Diphascon*) *chilenensis* (Plate) (Fig. 377)

1889 *Diphascon chilenense* L. Plate 109, p. 537, tab. 22, fig. 25.
1905 *Diphascon chilense* [err. pro *chilenense*] J. Murray 85, p. 695, tab. 4, fig. 23a bis 23b.
1906 *Diphascon chilenense* J. Murray 88, p. 331, tab. 4, fig. 12a—12c.
1911 *Hypsibius chilenensis* G. Thulin 183, p. 40.
1928 *Hypsibius chilenensis* E. Marcus 81, p. 174, fig. 215.
1928 *Diphascon chilenense* G. Thulin 184, p. 241.

Klein, kurz und breit; hyalin, ohne Augenpigment; Stilette klein

und gebogen; Mundöffnung, Mund- und Schlundröhre eng, Schlundkopf klein und annähernd kugelig oder, bei schwedischen Stücken, eineinviertel bis eineinhalbmal so lang wie breit. Apophysen kräftig ausgebildet, Richters (153, p. 10) fand sie klein; außerdem drei kurze, rundliche Stäbe und ein Komma. Ferner sind bei dieser Art bisher als einziger von allen Macrobiotiden Septula (vgl. S. 399 und Fig. 45) festgestellt worden, die auch auf J. Murray's hier reproduzierter Figur (Fig. 377 B) schon zu erkennen sind. Krallen schmal und relativ kurz, namentlich der mit kleinen Nebenspitzen versehene Hauptast der größeren, hinteren Kralle nicht so stark verlängert wie bei den meisten Hypsibien dieser Gruppe; hierdurch der Größenunterschied zwischen der größeren, hinteren und der kleineren, vorderen Kralle einigermaßen verwischt.

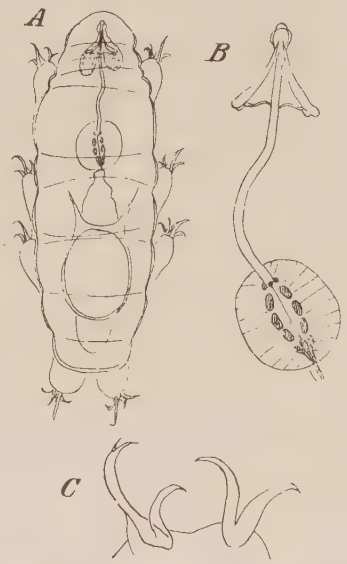


Fig. 377. *Hypsibius* (*Diphascon*) *chilenensis*. A dorsal; B Schlundkopf; C Krallen, ventral. (A nach 85 und 109; B nach 85; C nach 88.)

Länge bis zu 272 μ; Gelege von zwei bis drei Eiern, oft aber auch die ♀ nur mit einem großen Ei im Ovar, so bei einem Tier von 208 μ Länge ein Ei von 50 μ Durchmesser.

Wenn nicht, wie manchmal, z. B. in J. Murray's Material von den Südorkneyinseln, die Breite durch Schrumpfung verringert ist, erscheint die Art neben *Hypsibius* (*Diphascon*) *bullatus* (vgl. S. 525) als die breiteste der Untergattung. Die Zahl der Schlundkopfeinlagerungen wechselt deshalb, weil sie aneinander stoßen und fast miteinander verschmelzen; ihre kurze, rundliche Gestalt und die nahezu gleiche Größe aller sind indessen für die Art charakteristisch.

Vorkommen: Spitzbergen (161, p. 18); nördliches Norwegen, Tromsö (136, p. 169); Nord-, Mittel- und Südschweden (183, p. 40); Finnland (102, p. 15); Orkneyinseln (91, p. 644); Schottland, bis 1200 m (85, p. 695; 86, p. 30); Irland (99, p. 3); Niederlande (72, p. XLV); Ostpreußen (178, p. 15); Taunus (140, p. 506); Schweiz, Basler Jura, am Bölchen (60, p. 95); Schweizer Alpen, bis 1500 m und 2802 m (56, p. 34; 62, p. 8); Frankreich (125, p. 10); Himalaja, 2700 m (92, p. 272); Australien, australische Alpen, 1700—2000 m (96, p. 143); Neuseeland, Südinsel und Stewartinsel (96, p. 119); Kanada, Rocky Mountains (96, p. 175); Südamerika, Colombia, bis 3000 m (158, p. 276; 59, p. 718); Chile (109, p. 537); Südorkneyinseln (88, p. 331); Westantarktis, Ludwig-Philippsland (153, p. 10).

Hypsibius (Diphascon) spec. 4 [Spec. dub. et inquir.]

1908 [07] *Diphascon spec.* F. Richters 149, p. 297.
1928 *Hypsibius spec. 4* E. Marcus 81, p. 175.

Klein; ohne Augenpigment. Schlundröhre lang, da der „elliptische", also wohl länglich-ovale Schlundkopf caudal vom ersten Beinpaar liegen soll. Die Schlundkopfeinlagerungen sind drei untereinander gleich große Körnchen und ein Komma.

Länge 210 μ.

Die unvollkommen beschriebene, nicht abgebildete und nur in einem Exemplar gefundene Species kann nur bei denjenigen Arten eingeordnet werden, denen sie nach Länge der Schlundröhre, Form des Schlundkopfes und seinen Einlagerungen zu urteilen, am nächsten steht.

Vorkommen: St. Helena (149, p. 297).

Macrobiotidae incertae sedis

Von den im nachstehenden aufgeführten Species ist die Genuszugehörigkeit nicht sicher festzustellen; die für die betreffenden Arten gewählten Genusbezeichnungen gelten nur mit mehr oder minder großer Wahrscheinlichkeit.

Hypsibius wibbelti Rahm (Fig. 378) [Spec. dub. et inquir.]

1925 *Hybsibius* [err. pro *Hypsibius*] *Wibbelti* G. Rahm 116, p. 191, fig. 24—26 [Beschriftung von fig. 25 und 26 sind zu vertauschen].
1928 *Hypsibius wibbelti* E. Marcus 81, p. 186, fig. 228.

Klein bis mittelgroß; hell- bis dunkelbraun; meist mit Augenpigment. Cuticula mit Höckern, die in longitudinalen und, nach der Abbildung zu urteilen, auch transversalen Reihen angeordnet sind; außerdem sind sechs, eine äußere Segmentierung bildende Querfalten vorhanden. Frisch gehäutete Tiere mit glatter Cuticula. Schlundkopf fast kugelig; von den drei Stäben der mittlere am größten; kein Komma. Krallen 6—7 μ lang, im einzelnen nach der Abbildung schwer zu beurteilen; zu erkennen ist nur, daß Haupt- und Nebenast, die am Beinpaar eins bis drei auffallend dick und wohl nicht zutreffend ähnlich groß gezeichnet sind, weit divergieren. Am Nebenast (der Autor schreibt „an der Baiss der inneren Kralle") findet sich — wie bei vielen Species — ein basaler „Dorn", d. h. die Ecke der Krallenbasis ist dornartig ausgezogen.

Länge 180—300 μ; Gelege von drei ovalen Eiern (60 × 41 μ bis 57 × 48 μ).

Der Text der Originaldiagnose, nach der „die äußere Kralle an

den Hinterfüßen länger ist als die innere". berechtigt eigentlich nicht dazu, in der Species tatsächlich einen *Hypsibius* zu sehen. Daß Rahm. trotzdem er seine Einzelbilder mit Vergrößerungen von 1 : 2000 und 1 : 2600 gezeichnet hat, die innere Kralle an Beinpaar eins bis drei nicht sehen konnte, muß durch die Lage seiner Präparate zustande gekommen sein. Am Beinpaar vier ist seine „äußere Kralle" vermutlich der Hauptast, seine „innere Kralle" der Nebenast der hinteren Kralle. Diese ist zwar homolog der äußeren Kralle von Beinpaar eins bis drei, sitzt aber trotzdem innen. Der Dorn, den er beschreibt, sitzt am Nebenast, genauer an der für Haupt- und Nebenast gemeinsamen Basalpartie

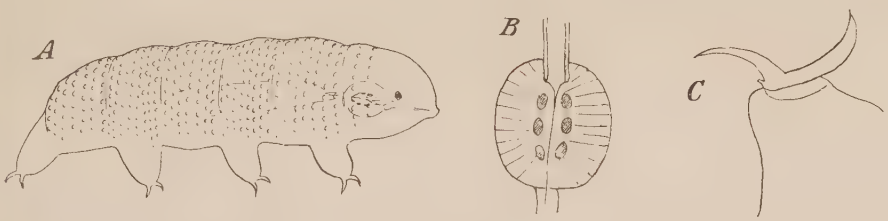


Fig. 378. *Hypsibius wibbelti*. A lateral; B Schlundkopf; C Hinterkralle, lateral (Deutung unsicher, vgl. Text). (Nach 116, verändert.)

der größeren Kralle; diese Kralle ist die äußere, ihr Nebenast entspringt bei allen Beinen nach außen hin, und nach der gleichen Richtung ist die dornartige Basalverlängerung gerichtet. Beim vierten Beinpaar ist infolge der Drehung dieses Beines um etwa 120° gegenüber dem ersten bis dritten, dieser am weitesten außen gelegene Nebenast der größeren Kralle das innerste Krallenelement. Vor den Krallen befindet sich nach Rahm eine cuticulare Leiste. Wenn hier nicht etwa eine basale Verdickung der Basis der größeren Kralle gemeint ist, wie sie z. B. bei *Hypsibius* (*Diphascon*) *scoticus* (vgl. Fig. 366E, S. 530) auftritt, so müßte man an eine Lunula, also an eine an der Basis jeder Kralle entwickelte Leiste denken, die ein charakteristisches Merkmal der Gattung *Macrobiotus* darstellt. Auch die von Rahm für *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *sattleri* und *H.* (*I.*) *tuberculatus* verwendete Abkürzung des Genusnamens *Macrobiotus* (116, p. 191), mit denen seine neue Art verwandt genannt wird, schließlich seine Einordnung des *Macrobiotus coronifer* bei *Hypsibius* (116, p. 192) lassen es zweifelhaft erscheinen, ob er die Genera *Macrobiotus* und *Hypsibius* in dem hier verwendeten Thulin'schen Sinne unterschieden hat.

Vorkommen: Rheinprovinz, am Niederrhein (116, p. 192).

? *Hypsibius tetradactylus* Greeff (Fig. 379) [Spec. dub.]

1866 *Macrobiotus tetradactylus* R. Greeff 50, p. 119, tab. 6, fig. 2, tab. 7, fig. 13.
non 1904 *Macrobiotus tetradactylus* F. Richters 140, p. 501.

non 1911 *Hypsibius tetradactylus* G. Thulin 183, p. 32, fig. 16—16b.
non 1928 *Hypsibius tetradactylus* E. Marcus 81, p. 192, fig. 237.

Kaum mittelgroß, mit ziemlich großen Extremitäten; unpigmentiert, hyalin, Augenpigment vorhanden. Mundöffnung terminal. Mundröhre mäßig weit. Schlundkopf längs-oval mit Apophysen und zwei Körnern, die wenig länger als breit sind, kein Komma, also die Einlagerungen ähnlich wie bei *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri*. Krallenhaupt- und -nebenast nur am Grunde verwachsen.

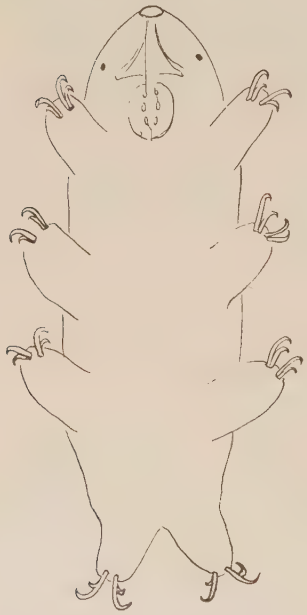


Fig. 379. *? Hypsibius tetradactylus*, ventral. (Nach 50, verändert.)

Länge bis 300 μ. Gelege mit etwa vier glattschaligen, ovalen Eiern in die alte Cuticula abgelegt.

Nach dem Bau der Krallen, von denen die Beschreibung nur sagt, daß sie nicht nach dem *hufelandii*-Typus (vgl. S. 403) gebaut sind, ist eine generische Einordnung der Art nicht möglich. Als *Hypsibius*-Krallen könnten gedeutet werden rechts II, links I, II und III, also vier Beine; die übrigen vier Beine passen besser zu *Macrobiotus*. Von den *Hypsibius*-Krallen scheiden die des zweiten linken Beines wohl aus, da hier die Vorderkralle größer als die Hinterkralle gezeichnet, die Lage der Krallen also wohl verdreht ist. Die terminale Mundöffnung spricht für *Macrobiotus*, die glatten Eier in der alten Cuticula für *Hypsibius*, aber beide Merkmale trennen die Gattungen nicht mit Sicherheit. Falls Greeff überhaupt ein einheitliches Material vor sich gehabt hat, würde man morphologisch vielleicht auch an *Macrobiotus macronyx* (vgl. S. 431) denken können, aber dazu paßt die ökologische Angabe Greeff's: „man trifft ihn gewöhnlich in Gesellschaft von *Macrob. Oberhäuseri*" und bei diesem: „er liebt leichte, luftige und besonders sonnige Wohnungen" (50, p. 119) in keiner Weise. Außerdem hat Greeff in der gleichen Arbeit den *Macrobiotus macronyx* behandelt (50, p. 120) und seine Krallen zutreffend abgebildet (50, tab. 6, fig. 4), sodaß man unter Zugrundelegung des Einzelbildes der Krallen von *tetradactylus* (50, tab. 6, fig. 2) wohl doch mit großer Wahrscheinlichkeit in Greeff's *tetradactylus* einen *Hypsibius* vermuten wird. Zu *Hypsibius* (s. str.) *dujardini*, dem der *tetradactylus* Richters' (140, p. 501) zuzurechnen ist, passen weder die Schlundkopfeinlagerungen noch die unwahrscheinlich wenig verschieden langen Vorder- und Hinterkrallen der Greeff'schen Figur. Die Möglichkeit, den Greeff'schen *tetra-*

dactylus mit *Hypsibius* (s. str.) *pallidus* (vgl. S. 510) zu identifizieren, wird durch den Bau des Schlundkopfes und seine Einlagerungen, weniger durch die Krallen, die Vereinigung des Greeff'schen *tetradactylus* mit *Hypsibius* (s. str.) *convergens* (vgl. S. 501) mehr durch den Habitus der Krallen, weniger durch den Bau des Schlundkopfes und seine Einlagerungen unterstützt. Da aber Schlundkopf und Einlagerungen des Greeff'schen *tetradactylus* nur aus Jungtieren im Ei bekannt sind, wo vielfach der Schlundkopf noch kugeliger und die Placoiden kürzer und dicker sind, als bei adulten Stücken derselben Species, und die Krallen des Greeff'schen *tetradactylus* eher zu *convergens* als zu *pallidus* passen, möchte ich den *tetradactylus* Greeff mit der ersten Art, also mit *convergens*, noch am ehesten vereinigen. Trotzdem darf keinesfalls der alte Name weiter verwendet werden, sondern *Hypsibius tetradactylus* Greeff bleibt, solange nicht die Originalpräparate nachgeprüft werden können, eine ganz unsichere Art. Ob die im nachstehenden aufgeführten Fundnotizen aus der Zeit vor Thulin's Beschreibung seines heute als eigene Art aufgefaßten *Hypsibius tetradactylus* (183, p. 32, fig. 16—16b) [= *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *prosostomus* (Thul.), vgl. S. 483] sich auf ein und dieselbe Art beziehen, ist jetzt nicht mehr festzustellen.

Vorkommen: Spitzbergen [Identifizierung mit Greeff's Art unsicher] (93, p. 675); Schottland [Identifizierung mit Greeff's Art unsicher] (98, p. 89); Ostpreußen [da Sellnick im engen Anschluß an Richters gearbeitet hat und auch den oben erörterten *tetradactylus* (140, p. 501) in seiner Synonymie aufführt, könnte sein Material auch *dujardini* (Landform) sein] (178, p. 15); Frankreich [Lance hält wahrscheinlich *Hypsibius dujardini* (70, p. 207) für den *tetradactylus* Greeff] (70, p. 209); Süddeutschland, Schwarzwald; Schweizer Jura; Schweizer Alpen, bis 2700 m; Rhätikon, im Lünersee, 1950 m; Karst (56, p. 32; 58, p. 777); Amerika, ohne nähere Angabe, nur in Liste (93, p. 680).

? ? *Hypsibius micronychius* (Joseph) [Spec. dub. et inquir.]

1882 *Macrobiotus micronychius* G. Joseph 66, p. 17.
1928 *? Hypsibius micronychius* E. Marcus 81, p. 213.

Groß; hyalin bis grauweißlich; ohne Augenpigment. Krallen ungleich, kurz. Gelege von sechs relativ großen [glatten] Eiern in der Cuticula.

Länge 700 μ.

Der Hinweis des Autors auf den im vorstehenden als synonym zu *M. hufelandii* aufgefaßten *Macrobiotus schultzei* (50, p. 117), der seiner Art ähnlich sein soll, gibt keinen Anhaltspunkt für die Genuszugehörigkeit seiner Species, da die Ähnlichkeit lediglich in der Größe und im fehlenden Augenpigment liegt. Mit kaum geringerer Unsicher-

heit als bei *Macrobiotus* läßt sich auf Grund der Beschreibung der Krallen die Einordnung der Art bei *Hypsibius* vornehmen. Die hier fortgelassenen Angaben der Originaldiagnose tragen nicht zu einer besseren Kennzeichnung der Art bei. Vielleicht wird die Species durch spätere Funde an der nachstehend angegebenen Lokalität aufgeklärt.

Vorkommen: Krain, Tropfsteingrotten (66, p. 17).

? Hypsibius americanus (Packard) [Spec. dub.]

1873 *Macrobiotus americanus* A. S. Packard 105, p. 741, textfig. a—c.
1896 *Macrobiotus americanus* D. Lance 70, p. 204, 207, 208.
1928 *? Hypsibius americanus* E. Marcus 81, p. 216.

Ich führe diese Art deshalb als vielleicht zum Genus *Hypsibius* gehörig an, weil der Autor sagt, daß sie dem *Hypsibius oberhaeuseri* nahesteht und sich von diesem durch kürzere und mehr gekrümmte Krallen unterscheidet. Alle anderen Angaben der Beschreibung wie auch die Abbildungen des Gesamthabitus, der Augen, des Mundes und der Krallen sind unverwertbar für die Identifizierung der Species. D. Lance (70, p. 207) vereinigt ohne zureichende Begründung den *? H. americanus* mit *? H. tetradactylus* (Greeff), einer Art, die bei Lance wahrscheinlich nichts anderes ist als *H.* (s. str.) *dujardini*, wie ich bei den Fundnotizen des *? H. tetradactylus* erwähnt habe (vgl. S. 543).

Vorkommen: Nordamerika, U. S. A., Maine (105, p. 741).

? Hypsibius spec. 10 (Fig. 380) [Spec. dub.]

1907 *Macrobiotus spec.* J. Murray 93, p. 675, tab. 2, fig. 9a, 9b.
1928 *? Hypsibius spec. 10* E. Marcus 81, p. 214, fig. 260.

Bei diesem von einem parasitischen Phycomyceten infizierten Stück handelt es sich nicht um ein Gelege mit glatten Eiern, wie der

Fig. 380. *? Hypsibius spec. 10.* A von Phycomyceten inficiertes Tier, lateral; B Schlundkopf. (Nach 93.)

Autor meint, sondern, wie aus dem in der Haut noch vorhandenen Schlundkopf hervorgeht, um ein durch die Algenpilzinfektion getötetes Tier (vgl. Fig. 134, S. 246). Der Schlundkopf enthält drei

Stäbe, deren mittelster kürzer ist, und ein Komma. Dieser Charakter findet sich bei *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *augusti* (vgl. S. 492), bei *Macrobiotus virgatus* (vgl. S. 427) und einigen anderen Macrobioten, wie *M. richtersii* (vgl. S. 408), *M. spec. 3* (vgl. S. 428) und gelegentlich auch bei *Macrobiotus harmsworthi* (vgl. S. 419). Da von den Krallen der infizierten Form nur eine im Profil abgebildet ist, bleibt die generische Einordnung ungewiß. Die lange Mundröhre spricht etwas für *Hypsibius*. Richters sagt (161, p. 16), er habe die von Murray (93, p. 675) beschriebene Art auch in seinem Material angetroffen, aber da die Eier unbekannt seien, die Kenntnis der Art nicht weiter fördern können. Nun sind auf der genannten Seite zwei unbenannte Species beschrieben worden, die eine ist die hier erörterte, die andere die 85, p. 690 irrtümlich zu *Macrobiotus islandicus* gestellte, hier (vgl. S. 499) bei *Hypsibius dujardini* untergebrachte Art. Sowohl von dieser letzten, als auch von der *? Hypsibius spec. 10* waren nach Murray's Ansicht die Eier bekannt, sodaß Richters' diesbezügliche Bemerkung unverständlich erscheint. Ich nehme an, daß Richters bei seinem Hinweis auf Murray die infizierte Art gemeint hat, und daß auch seine Stücke von der Bäreninsel (160, p. 286) zu dieser gehören sollen. Da er die zur Charakteristik der Art noch fehlenden Krallen nicht beschrieben, sondern nur eine Mikrophotographie der Cyste (161, tab. 2, fig. 17) gegeben hat, bleibt die Einordnung der Art unsicher.

Vorkommen: Franz-Josephsland (93, p. 675; 161, p. 16); ? Bäreninsel (160, p. 286).

? Hypsibius spec. 11 (Fig. 381) [Spec. dub.]

1911 *Macrobiotus spec.* F. Richters 158, p. 274—275, fig. 1.
1928 *? Hypsibius spec. 11* E. Marcus 81, p. 215, fig. 261.

Sehr gedrungen (zum Teil wohl Formolwirkung); Mundröhre 3,5 μ weit; Schlundkopf oval, 30 μ lang, 24 μ breit, mit Apophysen (auf dem Bilde abgerissen), drei Einlagerungen und ohne Komma; die beiden ersten Einlagerungen sind körnerartig, die dritte stabartig. Krallenäste V-förmig, d. h. von der Basis aus divergierend.

Länge 245 μ; Gelegen aus glatten, in die Cuticula abgelegten Eiern bestehend, größter Durchmesser der Eier 78 μ.

Fig. 381. *? Hypsibius spec. 11*, Schlundkopf. (Nach 158.)

Trotzdem die Art nur sehr unzureichend beschrieben und abgebildet ist, scheint mir ihre Einordnung bei *Hypsibius* mit einiger Wahrscheinlichkeit deshalb annehmbar, weil Macrobioten mit drei Schlundkopfeinlagerungen und glatten, in die Cuticula abgelegten Eiern bisher nicht bekannt geworden sind.

Vorkommen: Paraguay (158, p. 274).

? ? Hypsibius spec. 12 [Spec. dub.]

1911 *Macrobiotus spec.* F. Richters 158, p. 275—276.
1928 *? ? Hypsibius spec. 12* E. Marcus 81, p. 215.

Groß, Augenpigment vorhanden; Skulpturierung der Cuticula an Craqueléglas erinnernd. Schlundkopf relativ klein, kugelig, mit zwei kräftigen, körnerartigen Stäben, deren erster etwas größer ist als der folgende. Krallen kurz, kräftig; Krallenäste V-förmig, d. h. von der Basis aus divergierend. Eier unbekannt.

Eine einigermaßen sichere generische Einordnung der Art ist nicht möglich, da Richters' Hinweis auf *Hypsibius spec. 7* (vgl. S. 522) sich nur auf die Struktur der Cuticula bezieht.

Vorkommen: Paraguay (158, p. 275).

2. Familie. Arctiscidae[1]) Thulin 1928

An Kopfsinnesanhängen sind sechs den Mund umgebende Rostralpapillen und zwei etwas weiter caudalwärts stehende, lateral bis ventrolateral ansitzende Papillen, die Lateralpapillen, vorhanden. Mundöffnung durch Klappen verschließbar. Schlundkopf ohne cuticulare Einlagerungen. Stilette schwach, klein, winkelig gebogen und lateralwärts konvex. Beide Krallen jedes Beines vollständig in Basal- und Terminalkralle aufgelöst.

Die Innervierung der Kopfsinnesanhänge ist bei Erörterung der Merkmale der Eutardigraden bereits geschildert worden (vgl. S. 398). Die Mundöffnung ist mit einem Verschlußapparat versehen, der aus sechs mit den Rostralpapillen alternierend angeordneten Klappen besteht (Fig. 40). Am Eingang des Schlundkopfes finden sich drei den Apophysen der übrigen Eutardigraden homologe Falten (Fig. 40*f*). Der gestreckt-birnförmige Schlundkopf besitzt mehr Zellen als bei allen übrigen Tardigraden, und zwar betrifft diese Vermehrung lediglich die Muskelzellen, während die Zahl der Epithelzellen, die hier nur Schlundkopfcuticula, aber keine besonderen, eingelagerten Aussteifungen zu secernieren haben, geringer als bei den anderen Tardigraden ist (vgl. S. 80). Die Homologie der *Milnesium*-Krallen und

[1]) Vielleicht läßt sich durch Verwendung dieses von *Arctiscon* abgeleiteten Familiennamens in der überflüssigen, nomenklatorischen Streitfrage, ob *Arctiscon* (168, p. 178) und *Milnesium* (27, p. 282) identisch sind, eine Einigung erzielen. Als Genusname wäre *Milnesium* beizubehalten. Die zwei „kurzen Fühlhörner", von denen Schrank berichtet, auf die schwer erkennbaren, ventrolateralen bis lateralen Papillen beziehen zu wollen (183, p. 2), erscheint mir gesucht, und die Mundzipfel von *Milnesium* sind zu zahlreich, um für nur zwei Anhänge gelten zu können. Der Fundort für *Arctiscon* in einem Süßwassergraben ist nicht typisch für *Milnesium*. Nach alledem scheint es mir unberechtigt zu sein, wegen einer so unzureichenden und mindestens strittigen Diagnose, wie Schrank sie gegeben hat, den eindeutigen Gattungsnamen Doyère's, der mit einer meisterhaften morphologisch-anatomischen Erörterung verbunden ist, aufzugeben. Übrigens ist *Milnesium* in die Liste der „Nomina conservanda" aufgenommen worden (Sitzungsberichte d. Gesellsch. naturforsch. Freunde Berlin 1915, nr. 5, p. 147).

Steighaken mit der Terminal- und Basalkralle der Hypsibien des *oberhaeuseri*-Typus erhellt namentlich aus ihrem Bau an dem ersten Beinpaar des ♂ (Fig. 72, S. 109, 574). Hier haben die Basalkrallen die Form grober, einfacher Haken, allerdings mit einem kleinen, sekundären Haken an den einander zugewandten Seiten, und jedes der beiden aus Zehenpapille, Basal- und Terminalkralle bestehenden podialen Terminalorgane erinnert an die entsprechenden Bildungen bei *Hypsibius oberhaeuseri* (vgl. Fig. 347 C). Die Terminalkrallen, die sich auch durch ihre Nebenspitzen als Hauptäste erweisen, sind von den Basalkrallen (Steighaken) bei beiden Geschlechtern an sämtlichen Extremitäten vollständig getrennt, vielleicht sind zwei kleine, cuticulare Versteifungen an beiden Seiten der Zehenpapillen (Fig. 18, S. 28) als Reste der früheren Verbindung zwischen Basal- und Terminalkralle anzusehen.

Anzahl der Genera 1. Anzahl der Species und Formae 3, davon eine unsichere.

1. Genus. ***Milnesium*** Doyère 1840 (vgl. Fig. 9, 18, 40, 51, 72, 105, 397, 398)

Cuticula weich, ohne dorsale Panzerung; im übrigen mit den Charakteren der Familie.

Milnesium tardigradum Doy. (Fig. 382, 383)

1840 *Milnesium tardigradum* L. Doyère 27, p. 282—284, tab. 13, fig. 1, 5, tab. 17 bis 19.
1911 *Arctiscon tardigradum* G. Thulin 183, p. 2.
1928 *Milnesium tardigradum* E. Marcus 81, p. 217, fig. 264.
1928 *Arctiscon tardigradum* G. Thulin 184, p. 225, 228—229, fig. 14—15.

Körper gestreckt, annähernd fischförmig; rostral und caudal verjüngt. Cuticula unskulpturiert, mehrere der Anzahl nach variable, ringelförmige Falten bildend. Färbung des Plasmas rosa, außerdem gelbe bis braune Pigmentgranula in den Zellen der Epidermis (Hypodermis der Autoren).

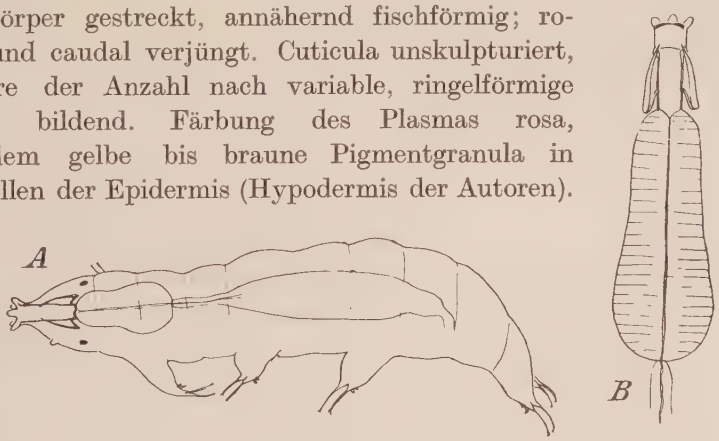


Fig. 382. *Milnesium tardigradum*. A Habitus; B Schlundkopf. (Nach 81.)

Augenpigment vorhanden. Mundöffnung subterminal; die Mundhöhle weit und vorstreckbar, der Mund von sechs kurzen Zipfeln, den Rostralpapillen (Thulin 184, p. 225) umgeben, die symmetrisch angeordnet und ungleich

groß sind. Die dorsalen Zipfel sind größer und untereinander etwa gleich lang; von den kleineren ventralen ist der in der Medianebene gelegene der kleinste. Alternierend mit den Rostralpapillen angeordnet stehen Verschlußklappen der Mundöffnung (vgl. Fig. 40). Etwas weiter caudal und lateroventral von den Mundzipfeln sitzt jederseits, den Mundzipfeln ähnlich gestaltet, ein papillenartiger Anhang, der vielleicht der Kopfpapille (Papilla cephalica) der Echiniscoidea entspricht. Mundröhre sehr weit und kurz, durch drei Querfalten vom Schlundkopf abgegrenzt. Die Stilette sind kurz und schwach, mit weich-biegsamen, zarten Stiletträgern; der Schlundkopf ist birnförmig, lang, eng und schmal, caudalwärts etwas verbreitert, ohne irgendwelche Aussteifungsleisten. Die drei vorderen Beinpaare sind untereinander gleich lang, das vierte ist ganz kurz und liegt infolge der caudalen Verjüngung und Verlängerung des Körpers in sehr weitem Abstand vom dritten Beinpaar. Jedes Bein trägt zwei Krallen, jede mit einem langen, schmalen, geraden, nur distal gekrümmten Ast, der mit zwei feinen Nebenspitzen versehen und dem Hauptast der *Hypsibius*-Kralle homolog ist. Die Basis dieses großen Astes der *Milnesium*-Kralle sitzt der stumpf-konisch gestalteten Zehenpapille an. Basal und ventral vom Hauptast befinden sich die sogenannten Steighaken, die nur dem Hauptast benachbart, nicht mit ihm verwachsen sind. Die Steighaken sind ein- bis vierhakige, kurze, breite Krallen; sind es, wie gewöhnlich, drei Haken, so sind zwei von ihnen ziemlich gleich groß, ein kleinerer sitzt weiter basal. Der Steighaken ist dem Nebenast plus Basalschnitt der *Hypsibius*-Kralle homolog.

Fig. 383. *Milnesium tardigradum* f. *quadrifidum*, Krallen, ventral. (Nach 102.)

Länge erwachsener Stücke bis zu 1200 μ (diese Exemplare sind zusammen mit ebenso langen kanadischen *Macrobiotus hufelandii* (vgl. S. 440), die größten Tardigraden), durchschnittlich 500—600 μ. Jugendstadien, die sich im Bau der Krallen nicht von den alten unterscheiden, höchstens manchmal farblos sind, messen etwa 200 μ. Gelege von bis zu 18 glatten, hellbräunlichen oder rosa Eiern, die 70—88,8 μ breit und bis 133,2 μ lang (102, p. 9) sind, in der alten Cuticula.

Zahl und Anordnung der Verzweigungen der Steighaken sind nicht konstant, sowohl innerhalb der Species als auch bei demselben Individuum, das an der einen Kralle zwei, an der anderen drei Haken besitzen kann (Schreibweise $^2/_3$ oder $^3/_3$ Haken). Die Aufstellung einer besonderen Species, wie des *Milnesium alpigenum* (36, p. 530; 37, tab. 35 B A II, fig. 1) mit $^3/_3$ Haken gegenüber den $^2/_3$ Haken des *Milnesium tardigradum* der Doyère'schen Originaldiagnose ist demnach nicht berechtigt (140, p. 500; 149, p. 294). Das konstante Auftreten bestimmter Hakenzahlen, wie bei irischen Stücken (99, p. 6),

läßt vielleicht die Ausbildung geographischer Rassen erkennen. In die Variationsbreite der Species (96, p. 87) einzubeziehen, sind auch Stücke mit zwei Nebenspitzen am Hauptast und vierspitzigem Nebenast (vierkralligem Steighaken der Autoren), sodaß auch das auf Grund dieser Charaktere als Species nova beschriebene lappländische *Milnesium quadrifidum* (102, p. 9—10, fig. 1) (Fig. 383) höchstens als Forma, im Sinne einer geographischen Rasse, gelten kann. *Acrophanes schlagintweitii* (38, p. 451) ist höchstwahrscheinlich nichts anderes als eine geschrumpfte Haut von *Milnesium tardigradum*. Die Art kommt im Moos, aber auch gelegentlich im Süßwasser (56, p. 100) vor, sie ist wohl die am häufigsten gefundene Species.

Vorkommen: Spitzbergen (136, p. 169); Novaja Semlja (161, p. 18); nördliches Norwegen (136, p. 169; 137, p. 286); Lappland (183, p. 2); Finnland (102, p. 9); Nord-, Mittel- und Südschweden (183, p. 2); Südwestschweden (17, p. 142); Gotland; Bornholm (141, p. 352); Faröer (177, p. 211); Shetlandinseln; Orkneyinseln (91, p. 644); Schottland (85, p. 696); Irland (99, p. 6); Niederlande (72, p. XLV); Belgien (A. Lameere, Man. Faun. Belg., vol. 1, 1895, p. 380); Holstein, Kiel (81, p. 218); Mecklenburg (81, p. 218); Mecklenburgische Küste; Rügen (141, p. 352); bei Berlin; Mark Brandenburg (81, p. 218); Rheinprovinz (116, p. 192); Mitteldeutschland, Taunus (132, p. 40); Süddeutschland, Schwarzwald (56, p. 34); Voralpen bei Freiburg-Schweiz (120, p. 5); Schweizer Jura; Schweizer Alpen, bis 4000 m (56, p. 34); Genfer See, 150 m tief (G. Du Plessis-Gouret, Mém. soc. helv. Sci. nat. XXIX, 2 livr. (1885), p. 48); Rhätikon, Lüner See, 1950 m (58, p. 777); Vorarlberg, Vallüla, 2800 m (81, p. 218); Frankreich, bei Paris (27, p. 285); Gibraltar (153, p. 13); Comer See, Bellagio (140, p. 500); Bukowina (14, p. 166); Himalaja, 6600 m (38, p. 451); Sumatra, über 1000 m (81, p. 218); Java (135, p. 23); Ostlombok, 1600 m (81, p. 218); Kanaren, Tenerifa (55, p. 716); Südwestafrika, Otjiwarongo, zwischen Windhoek und Waterberg (Marcus det.); Kapland (95, p. 522); Australien, Queensland und Neusüdwales (96, p. 137); Neuseeland, Nord- und Südinsel, bis 1700 m (96, p. 114); Britisch Columbia, Vancouver (150, p. 205); Kanada, Ontario (96, p. 166); Südamerika (96, p. 120); Colombia (59, p. 719); Peru, 4300 m (101, p. 28); Paraguay (158, p. 275); Chile (158, p. 276); Feuerland; Falklandinseln (59, p. 723); Südgeorgien; Kerguelen; Neuamsterdam; Ludwig-Philippsland (153, p. 4).

Milnesium-spec. incertae sedis

? Milnesium stygium (Joseph).

1882 *Arctiscon stygium* G. Joseph 66, p. 17.
1928 *? Milnesium stygium* E. Marcus 81, p. 219.

Dem *Milnesium tardigradum* nahestehend und von nahezu derselben Größe und Färbung. Kein Augenpigment festgestellt. Die Beine

mit vier Krallen, deren Spitzen einfach sind; an der Basis mit einer kleinen Haftscheibe [!]

Diese Beschreibung, zu deren Erläuterung kein Bild vorliegt, ist so mangelhaft, daß die Einordnung der Art in das Genus *Milnesium* ganz unsicher ist. Es könnte sich sehr wohl auch um einen großen *Macrobiotus* („vier Krallen") mit deutlicher Lunula (die „Haftscheibe") handeln.

Vorkommen: Krain, Tropfsteingrotten (66, p. 17).

2. Allgemeine Systematik

Für die Aufstellung des natürlichen Systems der Tardigraden fehlt die wichtigste Grundlage, nämlich die Kenntnis ihrer Ascendenz. Die Erörterung der Stellung der Tardigraden im System des Tierreichs hat ihre Einordnung zwischen Protracheaten und Eutracheaten mit besonderer Annäherung an die erste dieser beiden Klassen ergeben. Aber damit ist eine Abstammung der Tardigraden von den Onychophoren noch nicht erwiesen, sodaß man für die Beurteilung der Frage, welche Ordnung der Tardigraden als die primitivere anzusehen ist, auf die Organisationsverhältnisse innerhalb der Klasse beschränkt ist. Bei den Heterotardigraden ziehen die Ausführungsgänge der dorsal vom Darm gelegenen Gonade zur Ventralseite des Körpers und münden dort mit einem präanalen Gonoporus. Dagegen verlaufen die Gonodukte der Eutardigraden von der dorsal gelegenen Gonade ventralwärts und münden von ventral her in den Darm. Die Einmündung in den Darm von der Dorsalseite her wäre das einfachste, die beschriebene Überkreuzung des Darmes durch die Gonodukte der Eutardigraden dagegen scheint mir nur bei Annahme einer Abstammung der Eutardigraden von den Heterotardigraden verständlich zu sein. Nach Thulin's Feststellungen paßt auch der Verlauf der dorsoventralen Muskeln des caudalen Segmentes zu dieser Ableitung der Eutardigraden von den Heterotardigraden (184, p. 231). Bei den Heterotardigraden liegen die Insertionsstellen dieser Muskeln an der dorsalen und ventralen Leibeswand. Bei den Eutardigraden sind mit der Mündung der Gonodukte auch die ventralen Insertionsstellen der Dorsoventralmuskeln dorsalwärts verlagert und die in dieser Ordnung als Musculi levatores ani bezeichneten Muskeln inserieren lateral am Kloakenabschnitt des Darmes.

Bei der Beurteilung, welche der heute lebenden Heterotardigradengenera den Ahnen der Tardigraden am ähnlichsten sind, werden zunächst alle gepanzerten Formen ausgeschaltet werden müssen, da diese, mit *Parechiniscus* beginnend, eine deutliche Reihe des Fortschreitens vom Einfachen zum Differenzierten erkennen lassen. Ob die Lage von Cirrus lateralis und Clava an der Grenze von Kopf und Rumpf, wie bei den Echiniscoidea, ein primitives Merkmal darstellt, gegenüber

der mehr rostralen Lage bei den Arthrotardigraden (184, p. 211—212), erscheint mir zweifelhaft. Wenn sich embryologisch die Homologie des Cirrus lateralis mit der Arthropodenantenne erweisen ließe, wäre eine postorale Lage als primitiv anzusehen; dagegen wäre, wenn man auf die Primärtentakel der Polychäten zurückginge, die präorale Lage das Primäre. Wahrscheinlich ist weder der Cirrus lateralis, noch ein anderer Kopfanhang der Tardigraden mit Antennen oder mit Primärtentakeln zu homologisieren, sondern sie sind Bildungen sui generis. Ihre Lage bleibt einstweilen am besten aus einer phylogenetischen Erörterung fort, denn bei den beiden Gattungen der Heterotardigraden, die im folgenden als die primitivsten unter den lebenden Formen erwiesen werden sollen, finden sich bereits beide Typen der Lage. Der theoretische Grundtypus des podialen Terminalorgans der Tardigraden ist die am distalen Abschnitt des Extremitätenstammes überstehende Cuticula, die bei erwachsenen Tieren aus vier bekrallten Einzellappen besteht. Eine Form, bei der sich dieser schematisierte Typus findet, existiert nicht, sondern *Oreella* besitzt durch Verkürzung der Einzellappen entstandene Zehenpapillen, *Halechiniscus* durch Verlängerung der Lappen entstandene Zehen. Ebensogut, wie von einem schematisch konstruierten Ausgangstyp, könnte ursprünglich auch nur der Zehen- oder der Zehenpapillentyp existiert und der Zehenpapillen- oder der Zehentyp sich aus diesem entwickelt haben. Für Thulin's Auffassung, der die kurzen Zehenpapillen der Echiniscoidea für primitiver hält, als die langen Zehen der Arthrotardigrada (184, p. 211), vermag ich keinen Grund zu erkennen. Das theoretische Grundschema, hinsichtlich dessen Konstruktion ich mit Thulin (184, p. 261) übereinstimme, gibt uns die Möglichkeit, Formen mit vermehrter Zehen- und Krallenzahl oder morphologischen Abänderungen des Grundtypus aus der nächsten Nähe der hypothetischen Ausgangsform zu entfernen. Solche Formen sind *Batillipes*, *Bathyechiniscus*, *Tetrakentron* und *Echiniscoides*.

Thulin hat bei manchen Tardigraden (*Macrobiotus*) bis zu 19 Kopfnerven gefunden (184, p. 225—226, 260). Diese Zahl entspricht einer bei keiner Gattung verwirklichten Kombination von Kopfanhängen und zwar der elf als Höchstzahl bei den Heterotardigraden vorkommenden und der acht bei den Eutardigraden (*Milnesium*) ausgebildeten. Es mag dahingestellt bleiben, ob nicht einzelne Anhänge der Eutardigrada sich auf solche der Heterotardigrada werden zurückführen lassen, was Thulin (l. c.) bestimmt ablehnt. Auch die von Thulin postulierte, hypothetische Ausgangsform für alle Tardigraden, ein Tier mit 19 Kopfsinnesanhängen und mit Gonoporus, mag bis zur späteren Erörterung der Abstammung der Eutardigraden beiseite bleiben (vgl. S. 559—560). Jedenfalls aber wird man mit Thulin da von Reduktionen sprechen können, wo bei Heterotardigraden statt der

elf Kopfanhänge nur zehn vorkommen. Das ist einmal bei allen Echiniscoidea der Fall und auch bei *Halechiniscus*, also der einzigen Arthrotardigradengattung, welche nach dem eben besprochenen Bau der podialen Terminalorgane als primitiv gelten kann. Da von den Echiniscoidea alle gepanzerten Formen und wegen seiner podialen Terminalorgane auch *Echiniscoides* als primitiv nicht in Frage kommen, bleibt nur die ungepanzerte *Oreella* mit primitiven podialen Terminalorganen als ursprüngliche Echiniscoidengattung zurück. Diese an der Wurzel der Echiniscoidea stehende Form ist ebenso wie die ursprünglichste Arthrotardigradenart *Halechiniscus* hinsichtlich des Cirrus medianus nicht primitiv. Wenn man von *Bathyechiniscus* absieht, der mit *Tetrakentron* sehr nahe verwandt und daher allgemeinsystematisch ohne größere Bedeutung ist, sind die hier als die primitivsten erkannten und daher wichtigsten Heterotardigraden die am schlechtesten bekannten Genera der ganzen Ordnung, übrigens auch der gesamten Klasse.

Die gemeinsame Wurzel der Heterotardigraden bleibt nach alledem unbekannt, man kann weder die Echiniscoidea von den Arthrotardigrada ableiten, noch umgekehrt diese von jenen. Die Arthrotardigraden sind vielleicht als die dem Ausgangstypus näherstehende Unterordnung dadurch gekennzeichnet, daß bei ihnen der Cirrus medianus, von *Halechiniscus* abgesehen, allgemein auftritt, bei den Echiniscoidea dagegen nicht. Im gleichen Sinne geltend zu machen wäre auch die Einfaltbarkeit des mittleren, die Zehen tragenden Beinabschnittes in den proximalen bei den Arthrotardigraden. Diese Einfaltbarkeit findet sich in der ganzen Unterordnung deutlich ausgeprägt, sie findet sich außerdem bei *Oreella*, der primitivsten Gattung der Echiniscoidea und ist bei den übrigen Echiniscoidea teilweise noch erhalten und namentlich in der Dornfalte angedeutet. Bei den am weitesten vom Ausgangstyp der Tardigraden entfernten Eutardigraden fehlt die Einfaltbarkeit und ihre Andeutung, wenn auch die Unterschiede zwischen Echiniscoidea und Eutardigrada in dieser Hinsicht nur graduelle sind. Aus diesen morphologischen Anzeichen einer bei den Arthrotardigraden im allgemeinen nicht so weit wie bei den Echiniscoiden und Eutardigraden von den Ahnen abweichenden Organisation könnte man vielleicht darauf schließen, daß die Arthrotardigraden sich auch hinsichtlich ihres Lebensraumes am wenigsten von ihrem Ursprung entfernt haben. Eine Herkunft der Tardigraden aus dem marinen Litoral wird damit wahrscheinlich.

Halb unterständig, d. h. von der Cuticula der Zehe dorsal überwachsen, wie die Kralle bei *Halechiniscus*, liegt auch die Krallenleiste bei *Bathyechiniscus* und *Tetrakentron*. Diese Leiste wird als vier- und dreihakig angegeben, aber diese Unterschiede betreffen nicht die Zahl der Krallen, sondern gehen auf verschiedene Auffassungen der basalen

Ecke der Leiste (Fig. 384, *be*) zurück. Von dieser Ecke abgesehen, kann man die ganze Leiste bei den genannten Gattungen als *Halechiniscus*-Kralle (*k*) mit zwei Nebenspitzen (*n*) bezeichnen. Wie bereits in der speziellen Systematik betont worden ist, stehen *Bathyechiniscus* und *Tetrakentron* einander sehr nahe, die Verkürzung der Kopfanhänge bei *Tetrakentron* läßt diese Gattung als die vom Ausgangstypus der Arthrotardigraden noch weiter entfernte erscheinen. Durch Zahl und Form der podialen Terminalorgane ist *Batillipes* von den übrigen Arthrotardigraden isoliert, und es erscheint unsicher, ob er von der durch *Bathyechiniscus* und *Tetrakentron* repräsentierten Entwicklungsstufe abgeleitet werden kann. Sicher zu erkennen ist nur, daß *Batillipes* den am höchsten spezialisierten Typus unter den heute bekannten Arthrotardigraden darstellt.

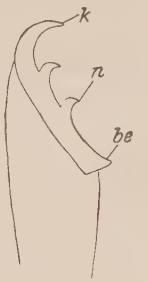


Fig. 384. Schema der Krallenleiste von *Tetrakentron synaptae*. (Für die Beschriftung vgl. Text.)

Oreella mit ihren nach Form und Größe arthrotardigradenartigen Kopfanhängen und einfaltbarem mittlerem Extremitätenabschnitt steht dem *Halechiniscus* und damit der gemeinsamen Wurzel der Heterotardigraden nahe. Nur mit ihren Zehenpapillen und den an der Kopf-Rumpfgrenze gelegenen Clava und Cirrus lateralis weist *Oreella* zu den Echiniscoidea. In den dorsalen und lateralen Papillen des Körpers Anfänge des Echiniscenpanzers sehen zu wollen (96, p. 136), erscheint kaum angängig, da sich ähnliche Skulpturen auch bei Eutardigraden finden. Früher von mir geäußerte Vermutungen über Beziehungen zwischen den Nebenhaken der Innenkrallen der Echiniscen und der Krallenzahl bei *Echiniscoides* (78, p. 109) möchte ich nicht aufrechterhalten, vielmehr mit Thulin (184, p. 261) vier podiale Terminalorgane von dem oben geschilderten Bau (vgl. S. 551) als Ausgangstypus annehmen. Die Begründung dieser Anschauung liefern die Tatsachen, daß *Bathyechiniscus* und *Tetrakentron* vier Zehen besitzen, ebenso erwachsene Stücke von *Halechiniscus* (Jungtiere zwei), daß *Oreella* vier Krallen hat (Jungtiere noch nicht bekannt), und alle übrigen Echiniscoidea außer *Echiniscoides* im erwachsenen Stadium vier Krallen aufweisen, im Jugendstadium zwei. Zwischen allen diesen Formen der Echiniscoidea steht *Echiniscoides* hinsichtlich der Zahl seiner podialen Terminalorgane ebenso isoliert wie *Batillipes* mit seinen sechs Zehen und Haftlappen innerhalb der Arthrotardigrada. Die Herkunft des *Echiniscoides* kann nur mit einem Seitenast innerhalb des Stammbaumes der Echiniscoidea angedeutet werden. Hinsichtlich des Stammteiles der Extremität und der Größe und Gestalt der Kopfanhänge ist *Echiniscoides* viel *Echiniscus*-ähnlicher als *Oreella*. Von dieser Gattung ist es ein sehr weiter Weg zu *Parechiniscus* und nur unter Einschaltung einer hypothetischen Zwischenstufe (Fig. 390) läßt sich die

Verbindung herstellen. Diese Zwischenstufe wäre als eine ungepanzerte, mit *Echiniscus*-artigen Kopfanhängen versehene, vierkrallige Form mit kurzem Extremitätenstamm vorstellbar, und von dieser würden einmal *Echiniscoides*, das Tier der Brandungszone mit vermehrten Krallen und dann *Parechiniscus* mit den ersten Andeutungen einer Panzerung abzuleiten sein (vgl. auch den Ursprung der Eutardigraden).

Die Phylogenie der gepanzerten Echiniscen hat Thulin in ausgezeichneter Weise erforscht (184, p. 218—219, 221—224), sodaß ich seine Resultate hier übernehmen kann. Der Panzer von *Parechiniscus* (Fig. 3, 4) repräsentiert eine primitive Stufe. Das zeigt sich in der homonomen Ausbildung der drei Intersegmente, von denen jedes zwei Abschnitte erkennen läßt, und in der unvollständigen Begrenzung der Panzerplatten. Mit dem dritten Intersegment endet die Homonomie in der Gliederung des Panzers und das Hinterende wird von einer einzigen Platte, der primären Endplatte, bedeckt. Von *Parechiniscus* lassen sich die übrigen, gepanzerten Echiniscen ableiten. Den ursprünglichsten Typus stellen *Ech.* (*Bryodelphax*) *intermedius* und seine f. *hawaiicus* (vgl. S. 308—309) dar. Der Panzer erscheint hier schon als ein vollständig ausgebildeter Plattenpanzer. Vielleicht im Zusammenhang mit der Entstehung der Schulterplatte ist die erste Segmentfurche des *Parechiniscus* (vgl. Fig. 3, sf_1) ausgeglichen worden, sodaß die Schulter- oder erste Rumpfplatte unmittelbar an die Kopfplatte anschließt. Die ursprüngliche Homonomie der drei Intersegmente ist noch erkennbar, wenn auch die dritte Transversalintersegmentplatte schon auf dem Wege ist, ihre Selbständigkeit zu verlieren und mit der primären Endplatte zur Bildung einer sekundären Endplatte zu verschmelzen. Diese Verschmelzung ist bei der nächsten durch *Ech.* (*Bryodelphax*) *parvulus* dargestellten Entwicklungsstufe erreicht (Fig. 140, ep_2). Der einzige Differenzierungsfortschritt gegenüber der zuletzt genannten Form ist bei *Ech.* (*Hypechiniscus*) *gladiator* die Ausbildung der Kleeblattkerben. Vom *Hypechiniscus* führt die Entwicklungsrichtung zu den Echiniscen sensu stricto. Im allgemeinen ist bei diesen der Panzer verstärkt, die Transversalintersegmentplatten haben ihre Biegsamkeit verloren, und die beiden ersten haben an Größe zugenommen, während die Dorsalintersegmentplatten meist ihren Plattencharakter und ihre Abgrenzung gegen die laterale, intersegmentale Cuticula verloren haben (für Besonderheiten des dritten Dorsalintersegmentbezirks vgl. S. 313). Weitergehend und daher hier durch generische Trennung ausgedrückt, ist die Umwandlung des Panzers beim *Pseudechiniscus*-Typus. Die in der Gattungserörterung (vgl. S. 387) geschilderte Umbildung der sekundären zur tertiären Endplatte (Fig. 230A, ep_3), bei der eine Querteilung der sekundären Endplatte angenommen worden ist, erscheint vorstellbar, wenn man schwach gepanzerte Formen als Anschlußformen wählt. Diese unter den Pseudechiniscen mit Thulin in *Pseudechiniscus suillus*

zu sehen (184, p. 219), scheint mir durchaus richtig zu sein. Dagegen habe ich gegen einen Anschluß dieses *Pseudechiniscus* an *Ech.* (*Hypechiniscus*) *gladiator* Bedenken. Viel mehr als die sekundäre Endplatte, die durch Verschmelzung mit der dritten Transversalintersegmentplatte konsolidiert ist, scheint mir eine Endplatte, vor der die dritte Transversalintersegmentplatte noch vorhanden ist, für die Vorstellung einer Teilung der Endplatte geeignet zu sein. Wir hätten dann, von *Ech.* (*Bryodelphax*) *intermedius* ausgehend, zwei Fälle zu unterscheiden, das eine Mal [*Bryodelphax parvulus*, *Hypechiniscus*, *Echiniscus* (s. str.)] geht die dritte Transversalintersegmentplatte in der Endplatte, das andere Mal (*Pseudechiniscus*) ein Teil der Endplatte in der dritten Transversalintersegmentplatte auf. Gerade im Hinblick darauf, daß bei dieser Auffassung „*Echiniscus intermedius*" die Wurzel darstellt für die Echiniscen einerseits und die Pseudechiniscen andererseits, würde es sich empfehlen, durch Aufstellung einer eigenen Untergattung für *Echiniscus intermedius* und seine f. *hawaiicus* eine trennende Grenze zwischen die Formen mit erkennbarer und nichterkennbarer dritter Transversalintersegmentplatte oder mit primärer und mit sekundärer Endplatte zu ziehen. Thulin selbst hat diese Trennung erwogen (184, p. 220), aber, da eine Nachuntersuchung der genannten Formen, namentlich im Hinblick auf die Muskelinsertionen, bisher noch nicht möglich gewesen ist, bleibe vorläufig das Thulin'sche Genus oder Subgenus *Bryodelphax* ungeteilt.

Die Phylogenie der Echiniscen, wie sie sich aus den Panzertypen ergibt, wird auch noch durch weitere morphologische Einzelheiten gestützt. Der Vorderkopf ist bei *Parechiniscus* stark gewölbt, die Kontur des Profils steigt von der Mundöffnung senkrecht aufwärts, beschreibt dann einen Bogen und zieht schließlich schräg dorsocaudalwärts (Fig. 385). Bei den übrigen gepanzerten Echiniscen (Fig. 386—388) fehlt der Bogen fast vollständig; im Gegensatz zu der „geraden Stirn" des *Parechiniscus* haben sie eine „fliehende Stirn", ihre Kopfform nähert sich der eines Kegels und bringt den schweinchenähnlichen Habitus der Tiere („*suillus*" Ehrenberg, „Moosschweinchen" Richters, *Bryodelphax*, von *βρύον*, Moos und *δέλφαξ*, Ferkel, Thulin) zustande. Ähnlich wie bei *Parechiniscus* ist die Kopfform bei den meisten Hypsibien (Fig. 389) und bei einigen Macrobioten gestaltet. Thulin schließt hieraus (184, p. 222), daß „gewölbtes Profil" oder, wie es hier genannt wird, „gerade Stirn" ein ursprüngliches Merkmal darstellt. Dagegen könnte auf die „fliehende Stirn" der meisten Macrobioten und des *Milnesium* hingewiesen werden, die Thulin beide für ursprünglichere Eutardigraden hält als die *Hypsibius*-Gruppe. Wenn ich dieser Auffassung auch nur bezüglich der Macrobioten, aber keinesfalls für *Milnesium* beipflichte (vgl. S. 564), so wäre ich doch bei einer Betrachtung der Kopfformen nur der Echiniscoiden und der Eutardigraden nicht

Fig. 385. Lateralansicht des Kopfes von *Parechiniscus chitonides*. (Nach 184.)

Fig. 386. Lateralansicht des Kopfes von *Bryodelphax parvulus*. (Nach 184.)

Fig. 387. Lateralansicht des Kopfes von *Hypechiniscus gladiator*. (Nach 184.)

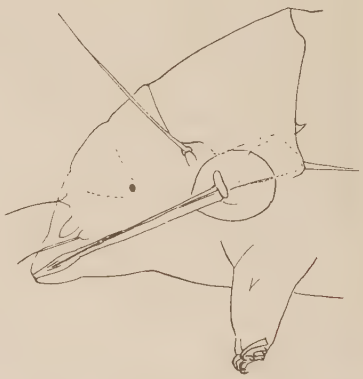


Fig. 388. Lateralansicht des Kopfes von *Echiniscus* (s. str.) *oihonnae*. (Nach 184.)

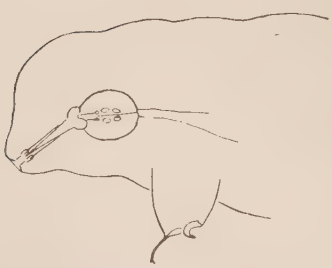


Fig. 389. Lateralansicht des Kopfes von *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri*. (Nach 184.)

in der Lage, „gerade" oder „fliehende" Stirn als primär zu bezeichnen. Erst die ausgesprochen „gerade", ja sogar rostral weit vorspringende „Stirn" der Arthrotardigrada *Batillipes* und *Tetrakentron* und, soweit es sich nach den vorliegenden Bildern beurteilen läßt, die „gerade Stirn" von *Halechiniscus* und *Oreella* geben der Ansicht Thulin's recht, daß „gewölbtes Profil" oder „gerade Stirn" primitiver sind als „fliehende Stirn" oder „Ferkelkopf". *Echiniscoides* erweist sich in diesem Merkmal als höherstehend und *Echiniscus*-ähnlicher als *Parechiniscus*. Dieser letzte gehört demnach nicht nur im Bau des Panzers, sondern auch in der Form seines Kopfprofils an die Wurzel des gepanzerten Echiniscen-

typus und verbindet diesen Typ mit *Oreella*, dem ungepanzerten, arthrotardigradenartigen Echiniscoiden.

Zu dem gleichen Ergebnis führt THULIN's Betrachtung des Buccalapparates (184, p. 222). Bei *Parechiniscus* ist die Mundröhre relativ kurz, denn ihr präpharyngealer Teil ist nur wenig länger als der Schlundkopf (Pharynx), der genannte Teil ist 1,2mal so lang wie der Schlundkopf. Bei *Batillipes*, *Bathyechiniscus*, *Halechiniscus* und *Oreella* sind präpharyngealer Teil der Mundröhre und Schlundkopf etwa gleich lang, und ebenso ist es bei den Eutardigraden ohne biegsame Schlundröhre (Fig. 389). Man wird demnach mit THULIN eine im Verhältnis zur Schlundkopflänge nur wenig verlängerte Mundröhre als primitiv bezeichnen dürfen. Demgegenüber erweisen sich *Tetrakentron* und innerhalb der Unterordnung Echiniscoidea die Echiniscen mit vollständigem Panzer und auch *Echiniscoides* als sekundär modifiziert.[1]) Bei dem Subgenus *Bryodelphax* hat THULIN den präpharyngealen Teil der Mundröhre 1,7mal so lang wie den Schlundkopf gefunden und etwa ebenso, zwischen 1,6- und 1,8mal schwankend, sind die Werte für *Echiniscus* (s. str.) und *Pseudechiniscus*. Erheblich aus der Reihe fällt die Untergattung *Hypechiniscus* mit einem fast dreimal die Länge des sehr kleinen Schlundkopfes übertreffenden präpharyngealen Mundröhrenabschnitt.

Als Zahlen, welche die Länge des gesamten Buccalapparates in Prozenten der Körperlänge ausdrücken, hat THULIN festgestellt (184, p. 222): bei *Parechiniscus* 18, bei *Bryodelphax parvulus* 19, bei *Hypechiniscus gladiator* f. *exarmatus* 19—22, bei *Echiniscus* (s. str.) 29—30 und bei *Pseudechiniscus* 28—30. In dieser Übersicht liegen die Werte von *Parechiniscus* bis *Hypechiniscus* einerseits und die für *Echiniscus* (s. str.) und *Pseudechiniscus* andererseits nahe beieinander. Jedoch lassen sich aus diesen Zahlen phylogenetische Schlüsse nicht gewinnen, da auch bei Pseudechiniscen niedrige Werte wie 22 vorkommen (184, p. 222—224, Anm. 2). Die Lage des Buccalapparates läßt eine engere Beziehung zwischen *Parechiniscus* und *Bryodelphax* einerseits und *Hypechiniscus*, *Echiniscus* (s. str.) und *Pseudechiniscus* andererseits erkennen. Bei der ersten Gruppe liegt der gesamte Buccalapparat, wenn der Kopf des Tieres ausgestreckt ist, innerhalb des Kopfes, bei der zweiten Gruppe ragt der Buccalapparat caudalwärts über die durch die Ansatzstellen von Clava und Cirrus lateralis gekennzeichnete Kopf-Rumpfgrenze hinaus. Trotz dieser Gruppierung möchte ich die Gattung *Pseudechiniscus* nicht von *Hypechiniscus*, sondern, der oben geschilderten Plattenverhältnisse wegen, von *Bryodelphax intermedius* ableiten.

Der Besitz von Stilettträgern kann nicht, wie früher angenommen

[1]) Da die Mundröhre schräg zur Ventralfläche des Tieres verläuft, sind für die Feststellung des Längenverhältnisses zwischen dem vor dem Schlundkopf gelegenen Teil der Mundröhre und dem Schlundkopf Untersuchungen in lateraler Lage des Tieres notwendig (184, p. 222, Anm. 1).

worden war (183, p. 5, 22), als primitives Merkmal gelten (78, p. 122; 184, p. 224). Stilettträger kommen vor bei den Arthrotardigraden *Batillipes* und *Halechiniscus*, also der am weitesten modifizierten und der primitivsten Form, ferner bei den primitiven Echiniscoiden *Oreella*, *Parechiniscus* und *Echiniscus* (Subgenus *Bryodelphax*) und bei den hochstehenden *Echiniscus* (s. str.) *granulatus* (5, p. 60), *E.* (s. str.) *oihonnae* und *E.* (s. str.) *quadrispinosus* (184, p. 224), sowie bei sämtlichen Eutardigraden, zu denen die wohl am weitesten vom Ausgangstyp

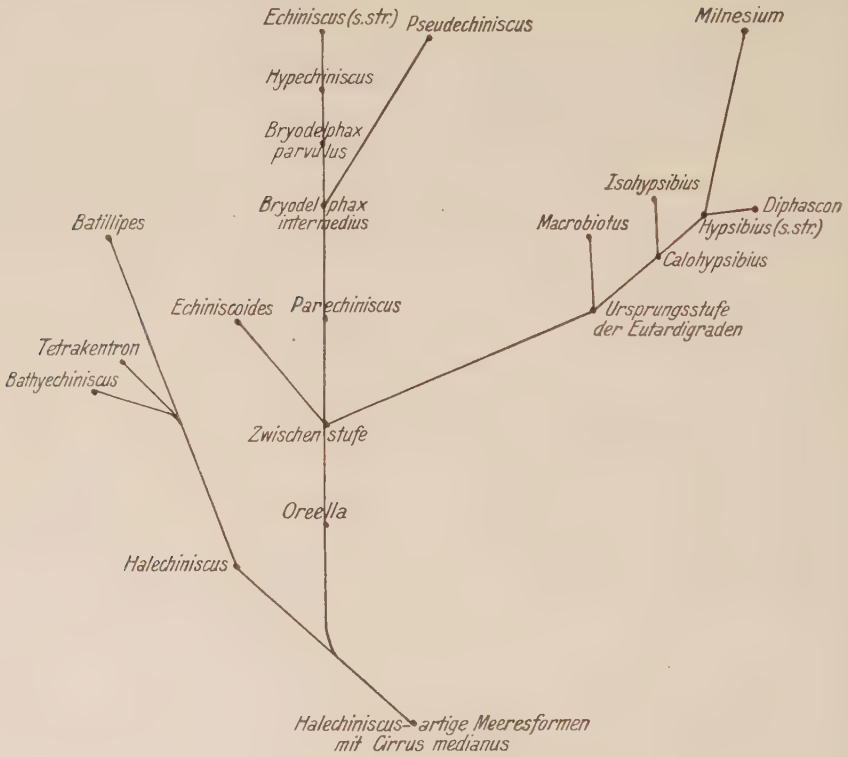


Fig. 390. Stammbaum der Tardigraden.

der Tardigraden entfernten Formen gehören (vgl. S. 564). Die Stilettträger der Echiniscen (s. str.) sind außerordentlich zart und nur bei besonders günstiger Orientierung zu erkennen, weshalb zu erwarten ist, daß sie auch bei Echiniscen, die vorläufig als Species ohne Stilettträger gelten, noch zu finden sein werden.

Entsprechend der im Anfang dieses allgemein-systematischen Abschnittes vorgenommenen Ableitung der Eutardigraden von den Heterotardigraden möchte ich ohne Einschaltung einer großen Anzahl hypothetischer Zwischenstufen (184, fig. 29) in dem sogenannten „Stammbaum" der Klasse einen direkten Zusammenhang zwischen den beiden Ordnungen herstellen. Bei einer derartigen Stammbaumkonstruktion kann

es sich selbstverständlich nicht um eine graphische Darstellung der Genealogie handeln, sondern es kann nur ein Bild der Stufenfolgen gegeben werden, welche die einzelnen Formen vielleicht durchlaufen haben, der Stufenfolge der Gruppen ähnlicher Individuen, die wir willkürlich unter dem Begriff der „Gattung" oder „Art" zusammenfassen. Nur als eine solche gedankliche Verknüpfung von Begriffen kann ein derartiger „Stammbaum" gewertet werden; er ist der Versuch, den historischen Zusammenhang der Tardigradengenera aufzuzeigen, aber er kann keine Erklärung für die Evolution dieses Zusammenhanges sein. Die bei den Echiniscoiden den Arthrotardigraden gegenüber erkennbare Reduktion der Kopfanhänge, die in dem Fehlen eines Mediancirrus und der in Breite und Länge verkleinerten Clava, schließlich auch in dem Ersatz des oft bei den Arthrotardigraden mächtigen Cirrus lateralis durch das dünne „Haar bei *a*" zum Ausdruck kommt, erleichtert den Anschluß der Eutardigraden an die Echiniscoiden. Hinzu kommt der im folgenden noch ausführlich zu erörternde Bau der podialen Terminalorgane. Nach den Kopfanhängen und dem Bau des Extremitätenstammes zu urteilen, erscheint nicht so sehr die Wurzel der Echiniscoiden als vielleicht die zwischen *Oreella* und *Parechiniscus* theoretisch angenommene Zwischenstufe (vgl. S. 553), eine ungepanzerte Form mit *Echiniscus*-artigen Kopfanhängen, kurzem Extremitätenstamm und vier Krallen im adulten Stadium, für die Ableitung der Eutardigraden geeignet. Reduktion der Kopfanhänge liegt bei dieser Zwischenform (Fig. 390, *Zwischenstufe*) bereits vor, womit eine weitere Reduktion bei den Eutardigraden vorstellbar erscheint. Nimmt man im Hinblick auf den von dieser Zwischenform abgeleiteten *Echiniscoides* an, daß auf dieser Entwicklungsstufe die Zahl der Krallen noch nicht fixiert war, sondern als Mutationen Formen mit größerer und kleinerer Krallenzahl auftraten, so ist auch für die geringere Zahl selbständiger Krallen bei den Eutardigraden eine gedankliche Verknüpfung mit den Echiniscoiden auf dem Stadium der Zwischenform zwischen *Oreella* und *Parechiniscus* möglich.

Wenn Thulin eine direkte Ableitung der Eutardigraden von den Echiniscoiden im Hinblick auf primitivere Muskelverhältnisse der ersten ablehnt (184, p. 232), so steht dem einmal unsere Unkenntnis der Muskulatur von *Halechiniscus* und *Oreella* entgegen, und außerdem die Erwägung, daß die von einer bestimmten Tiergruppe theoretisch abgeleitete Gruppe keineswegs in allen Merkmalen höhere Differenzierungen aufzuweisen pflegt. Gerade bei der Muskulatur dürfte der Nachweis primitiver und abgeleiteter Verhältnisse besonders schwer sein. Die Kopfsinnesanhänge von *Milnesium* können Neuerwerbungen sein, und ich halte es daher nicht für richtig, bei den Heterotardigraden von einem Verlust der *Milnesium*-Anhänge zu sprechen. Mag die hypothetische Ausgangsform aller Tardigraden 19 Kopfsinnesanhänge besessen haben (184, p. 260), auf welche die 19 Kopfnerven der Macro-

bieten hinweisen: die Tatsache, daß bezüglich der Anhänge die Eutardigraden weitergehend reduziert sind als die Echiniscoiden und diese wieder weitergehend als die ihnen nahestehenden Arthrotardigraden, ist unbestreitbar. Sind die Heterotardigraden mit ihren 11 Anhängen der hypothetischen Ausgangsform gegenüber reduziert, so sind es die Eutardigraden mit ihren maximal 8 Anhängen erst recht, wobei ich davon absehen will, daß mir das Fehlen einer Homologie von Papilla cephalica der Heterotardigraden und ventrolateralen Kopfpapillen bei *Milnesium* nicht erwiesen zu sein scheint. Die Annahme einer Abstammung der landbewohnenden Ordnung der Eutardigraden (die eine sekundär marine *Hypsibius*-Species beeinträchtigt diese Charakteristik nicht) von denjenigen Heterotardigraden, die ans Land gegangen sind, also den Echiniscoiden, scheint mir näher zu liegen, als eine Spaltung der Tardigraden in Hetero- und Eutardigraden an der Wurzel. Da die tatsächliche Phylogenie unerforschbar bleibt, wähle ich für die gedankliche Verknüpfung den einfachsten Modus, demgegenüber Einzelheiten, wie die Endigung der Kopfnerven an der oralen Epidermis oder an zipfelartigen Erhebungen dieser Körperpartie vielleicht beiseite bleiben können.

Die beiden verschiedenen Auffassungen der Eutardigradenkrallen waren bereits in der speziellen Erörterung der Charaktere der Eutardigraden genannt worden (vgl. S. 398); dagegen herrscht Übereinstimmung bezüglich der Ableitung der Eutardigradenkralle von der der Echiniscoiden. Die ältere, zuerst von Richters (161, p. 11; 163, p. 18), dann auch von mir (78, p. 111) vertretene Ansicht, nach der Haupt- und Nebenast der Eutardigradenkralle je einer Echiniscenkralle ohne Nebenhaken homolog sind, stützt sich auf die postembryonale Krallenentwicklung und die Gleichförmigkeit von Haupt- und Nebenast bei Macrobioten, also meiner Auffassung nach primitiven Eutardigraden. Obwohl Thulin (184, p. 226) es bestreitet, möchte ich doch für *Macrobiotus coronifer* und *M. intermedius*, in geringem Grade auch für *M. hufelandii*, daran festhalten, daß Haupt- und Nebenast jugendlicher Stücke weniger weit als bei adulten Tieren verwachsen sind und hierin eine phylogenetische Reminiscenz an die bis zum Grunde voneinander getrennten Echiniscenkrallen sehen. Andererseits sprechen Bilder wie Fig. 22 und die oben geschilderte Art der Insertion von Basalabschnitt der Kralle und Proximalteil des Hauptastes an der Zehenpapille (vgl. S. 398) für die Ansicht Thulin's, daß die Eutardigraden zweikrallig sind und der Nebenast dem Nebenhaken der Innenkralle oder einem Dorn an der Außenkralle der Echiniscen entspricht. Von meiner Auffassung ausgehend, nach der aus dem Prinzip der Koordination der podialen Terminalorgane bei den Echiniscoidea die Subordination der einen Kralle (des Nebenastes) unter eine andere Kralle (den Hauptast) zur Eutardigradenkralle führte, läßt sich die innerhalb der Eutardigradenreihe zu

beobachtende Präponderanz des Hauptastes zwanglos ableiten, und die Drehung der *Macrobiotus*-Kralle zur *Hypsibius*-Kralle ist bei Zugrundelegung der Ansicht Thulin's nicht leichter und nicht schwerer zu verstehen wie bei der meinigen. Das Gleiche gilt von der Ausbildung der Nebenspitzen und der Krallenrückenleiste, das sind Bildungen eigener Art, die ohne Homologien bei den Echiniscoiden ebensowohl als Neubildungen an der superordinierten, zum Hauptast gewordenen Kralle wie an der einen Nebenhaken tragenden, einzigen, eigentlichen Kralle entstehen konnten.

Ist der zwischen Thulin und mir bestehende Unterschied in der Auffassung der Entstehungsweise der Eutardigradenkralle aus der der Echiniscen für das im „Stammbaum" dargestellte Ergebnis der allgemeinen Systematik bedeutungslos, da wir beide die Eutardigradenkralle aus der Echiniscenkralle herleiten, so bedingt die verschiedene Beurteilung der systematischen Stellung von *Milnesium* eine wesentliche Verschiedenheit in Thulin's und meinem Stammbaum der Tardigraden. Thulin hält die Tardigraden für reduzierte Formen und nimmt daher an, daß der zellenreichere Schlundkopf bei *Milnesium* ein ursprüngliches Merkmal darstellt (184, p. 231). Da die Herkunft der Tardigraden nicht bekannt ist, läßt es sich weder beweisen noch bestreiten, daß die Tardigraden reduzierte Formen sind; im Vergleich mit den Onychophoren, mit denen die Tardigraden in mehreren Charakteren übereinstimmen, sind sie nach Anordnung der Muskulatur und Bau des Nervensystems die höher differenzierte, eutracheatenähnlichere Gruppe. Die funktionelle Bedingtheit der Zellenzahlen des Schlundkopfes (vgl. S. 80) scheint mir eine phylogenetische Bewertung dieses Merkmals zu erschweren; am wenigsten freilich würde ich die bei einer Form auftretende exzeptionelle Vergrößerung eines Organs, das sonst innerhalb der betreffenden Tiergruppe im Prinzip übereinstimmend gebaut ist, für das stammesgeschichtlich Primäre halten. Rein hypothetisch ist es ferner, wenn Thulin die Reduktion bei den Tardigraden auch in den Kopfsinnesanhängen zu sehen meint (184, p. 232, 260) und von einer Reduktion der sechs Rostralpapillen und der zwei Lateralpapillen des Genus *Milnesium* bei den Heterotardigraden spricht. Nur wenn man in einseitiger Weise das Reduktionsprinzip vertritt, wird man sich auf Grund des Vorkommens von 19 Kopfnerven bei *Macrobiotus* dazu verstehen, alles, was an cephalen Sinnesanhängen bei den Tardigraden überhaupt vorkommt, zu addieren und so eine hypothetische Ausgangsform mit 19 Anhängen und 19 Nerven konstruieren. Obwohl ich die geringfügigen Differenzen zwischen den Zahlen und Endigungsweisen der Kopfnerven für phylogenetisch weniger bedeutsam als die Krallenmerkmale halte, möchte ich doch versuchen, meinen hauptsächlich auf den Bau der podialen Terminalorgane gegründeten Stammbaum der Tardigraden auch als nicht mit den

Kopfsinnesanhängen und Kopfnerven im Widerspruch stehend zu erweisen.

Danach wären elf Kopfsinnesanhänge, wie sie bei den Arthrotardigraden, mit Ausnahme von *Halechiniscus*, vorkommen, das Primäre. Außerdem finden sich sechs Rostralganglien, deren Nerven bei den Echiniscoiden in der Umgebung des Mundes in der Epidermis endigen (184, p. 225). Bei den Echiniscoiden ist der Cirrus medianus verlorengegangen, bei den Eutardigraden auch die übrigen zehn Anhänge, aber ihre Nerven sind, mindestens bei der Gattung *Macrobiotus* (184, p. 225 bis 226) noch vorhanden. Bei *Milnesium* erheben sich die Endigungen der sechs Rostralnerven, die bei den Heterotardigraden in der Umgebung des Mundes liegen, zu Zipfeln um den Mund herum. Es ist wohl eine unnötige Komplikation der ohnehin rein spekulativen phylogenetischen Zusammenhänge, wenn man zur Erklärung der Unterschiede in den Kopfsinnesanhängen der beiden Tardigradenordnungen eine Urform mit so zahlreichen Anhängen annimmt, daß man von ihr die beiden tatsächlich vorhandenen Typen als in verschiedener Richtung verlaufende Reduktionen ableiten kann. Bei den Unterschieden in den Gonodukten und Vasa malpighii muß man ja auch von einem real vorliegenden Typus ausgehen und kann keinen Sammeltypus ohne und mit Kloake konstruieren. Wenn Thulin die Placoiden der Eutardigraden nicht, wie ich (78, p. 132), als aufgelöste und der Länge nach gespaltene Heterotardigraden-Schlundkopfrandleisten ansieht (184, p. 230, 262), sondern sie als phylogenetische Neuerwerbungen bezeichnet, so zeigt er damit, daß er nicht nur Reduktionen, sondern auch Differenzierungen in der Stammesgeschichte der Tardigraden gelten läßt. Nicht um die Rostralpapillen von *Milnesium*, die ich tatsächlich für Differenzierungen und nicht für Überreste halte, nun für die weit spezialisierte, phylogenetisch junge Stellung der Gattung *Milnesium* auszuwerten, sondern nur um zu zeigen, daß sie einer solchen Einordnung im Stammbaum nicht entgegenstehen, bin ich so ausführlich auf diese Dinge eingegangen. Die Charaktere, auf Grund deren ich *Milnesium* in der in Fig. 390 dargestellten Weise im natürlichen System der Tardigraden einordne, sind einmal die fehlenden Schlundkopfeinlagerungen. Ausgehend von den Randleisten der Heterotardigraden, über deren Auflösung in Placoiden bei den Macrobiotidae, scheint mir das Fehlen bei den Arctiscidae einen Endpunkt darzustellen. Wichtiger freilich ist der Bau der Krallen. Meiner Ableitung der Milnesienkralle von der Hypsibienkralle (78, p. 112—113) stimmt Thulin ausdrücklich zu (184, p. 228). Die Hartteile sind im allgemeinen bei den Arthropoden die besten Wegweiser, die durch das Labyrinth einander ähnlicher Formen führen. Deshalb würde ich niemals diese Beziehungen zwischen Hypsibien- und Milnesienkralle (vgl. S. 28—29) mit dem Worte „Konvergenzerscheinung" abtun, sondern sehe in ihnen einen Beweis phylogenetischen Zusammenhangs.

Hinsichtlich des Baues der Mundröhre und des Scheidenhalters sind innerhalb der Macrobiotidae die Hypsibien primitiver als die Macrobioten, hinsichtlich des Krallenbaues dagegen ist die Differenzierung der homonychen Echiniscoidenkralle zu der heteronychen Hypsibien- und der extrem heteronychen Milnesienkralle nur über eine Stufe denkbar, die etwa den heutigen Macrobiotenkrallen entspricht. Es erscheint mir danach nötig, eine hypothetische Sammelform mit Macrobiotenkrallen und Hypsibienmundröhre, und zwar vielleicht mit leistenförmigen Muskelansatzvorsprüngen, als „Ursprungsstufe der Eutardigraden" in den Stammbaum aufzunehmen. Von einer Form mit leistenförmigen Muskelansatzvorsprüngen läßt sich die eine Untergattung der Hypsibien (Subgenus *Isohypsibius*) ohne weiteres herleiten: hier liegt der leistenförmige Typus vor. Verlieren die Leisten dorsal und ventral ihren caudalen Zusammenhang mit der Mundröhre, so kommt der hakenförmige Typus zustande, wie ihn die *Hypsibius* (s. str.) besitzen. Verliert nur die dorsale Leiste caudal ihren Anschluß an die Mundröhre, so ergibt sich ein Bau, wie ihn *Macrobiotus coronifer* (Fig. 284F) zeigt, und von dieser Form könnte der Verlust der beiden dorsalen hakenförmigen Vorsprünge zu dem gewöhnlichen *Macrobiotus*-Typ führen. Von Macrobiotenkrallen bei der Ursprungsstufe der Eutardigraden ausgehend, würde man bei Drehung der Vorderkralle (Innenkralle) jedes Beines zum *Hypsibius*-Krallentyp gelangen, und zwar von den einigermaßen homonychen, podialen Terminalorganen bei *Macrobiotus* zu den innerhalb der Hypsibien relativ wenig heteronychen bei *Calohypsibius*. Thulin nimmt an, daß bei der Ausgangsform der Macrobiotidae (184, p. 262, Stufe *Et*) die beiden Krallen je zwei in derselben Ebene gekrümmte Äste besessen hätten. Will man zwischen Echiniscenkralle und Macrobiotenkralle eine Zwischenform konstruieren, so würde man gewiß eine Krümmung von Haupt- und Nebenast in derselben Ebene anzunehmen haben, aber für die Ableitung der *Hypsibius*-Kralle kann man direkt auf die der Macrobioten zurückgehen, und ich lege Wert darauf, die Krallenbildung der Eutardigraden als eine kontinuierliche Reihe zu erweisen. Wenn außer *Hypsibius* (s. str.) *evelinae* noch andere Arten dieser Gattung einen Scheidenhalter aufweisen sollten, könnte man vielleicht die hypothetische „Ursprungsstufe der Eutardigraden" aufgeben und die Entwicklung der Eutardigraden linear von *Macrobiotus* über *Hypsibius* zu *Milnesium* verlaufend sich vorstellen. Einstweilen freilich kann diese Reihe lediglich mit dem Bauplan der Krallen begründet werden, kommt aber in diesen morphologischen Elementen so deutlich zum Ausdruck, daß man es vielleicht als verfrüht, aber nicht als falsch bezeichnen wird, wenn in der Familienerörterung der Macrobiotidae die Macrobioten als primitive, die Hypsibien als höherstehende Eutardigraden aufgefaßt worden sind (vgl. S. 400).

Eine Stufenfolge innerhalb der Gattung *Macrobiotus* ist noch nicht

zu erkennen, das System dieses Genus ist vorläufig noch vollständig künstlich (vgl. S. 568). Innerhalb der Gattung *Hypsibius* stellt die relativ homonyche Untergattung *Calohypsibius* die erste Stufe dar, von der aus die Subgenera mit einer Differenzierung der Hinterkralle in Basal- und Terminalkralle abzuleiten sind. Die beiden verschiedenen Prinzipien der Biegung der Basalkralle, rechtwinkelig (*Isohypsibius*) oder gerundet bogenförmig (*Hypsibius*, s. str.), möchte ich mit Thulin (184, fig. 29) mit zwei divergierenden, von *Calohypsibius* ausgehenden Ästen andeuten. Von *Hypsibius* (s. str.) wäre als ein Seitenzweig die Untergattung *Diphascon* abzuleiten, die mit *Hypsibius* (s. str.) im Krallenbau übereinstimmt und deren verlängerte Schlundröhre sich bei *Hypsibius* (s. str.) *conjungens* und anderen Hypsibien bereits angedeutet findet. Die Grenze zwischen den beiden letzten Untergattungen ist fließend. Dagegen bedeutet im Bau des Buccalapparates und der Kopfsinnesanhänge die Gattung *Milnesium* etwas Neues innerhalb der Eutardigrada, wie das in ihrer Bewertung als eigener Familie zum Ausdruck kommt. Wie oben bemerkt (vgl. S. 562), halte ich *Milnesium* für reduziert hinsichtlich der Schlundkopfauskleidung und sehe von den Heterotardigrada über die Macrobiotidae bis zu den Arctiscidae eine fortschreitende Reduktion, halte dagegen die podialen Terminalorgane von *Milnesium* für kompliziert und sehe von der homonychen Extremitätenendigung der Heterotardigraden aus eine zunehmende Komplikation und Ausbildung der heteronychen Extremitätenendigung von *Macrobiotus* über *Calohypsibius* und *Hypsibius* (s. str.) hinführend zu *Milnesium*, dem am höchsten stehenden Eutardigradentypus. Die Trennung von Basal- und Terminalkralle bei *Milnesium* kann, wie in der Erörterung der Familiencharaktere der Arctiscidae ausgeführt worden ist (vgl. S. 547), nur bei einer Ableitung des Genus *Milnesium* von *Hypsibius* (s. str.) verstanden werden.

IX. Nachtrag

Über Unterschiede in der Permeabilität der Cuticula, über die Exkretionsorgane der Eutardigraden und über die Männchen von *Milnesium tardigradum* Doy.

Bei der weiteren Untersuchung der Kausalität der Längenunterschiede der lateralen Vasa malpighii (vgl. S. 89) fand ich folgenden Stand der Literatur: Doyère (27, tab. 16, fig. 1, *t*), Greeff (50, tab. 6, fig. 1, 8, 9, *k*), Plate (109, tab. 20, fig. 12, 13, tab. 22, fig. 21, *gl l*), Lance (70, tab. 3, fig. 11, 14, *ap ex*), Basse (3, tab. 15, fig. 9) und Baumann (6, fig. 8, *MG*) bilden lange, laterale Vasa ab, während bei Henneke (65, fig. 11, 13, 14, *ds*) kurze dargestellt sind.

Die Abbildung von Erlanger's (34, fig. 1, 2, *md*) kann, da sie nicht naturgetreu ist, verschieden gedeutet werden, aber der äußere Umriß der Drüsen in dem Ventralbild und die caudal über das Rectum hinausragende Lage der Drüse in der Lateralansicht sprechen mehr für den kurzen Typus. Da die oben zuerst genannten Untersucher aus Moos stammende Eutardigraden, Henneke und von Erlanger dagegen solche aus Süßwasseralgen untersucht haben, und ich in einer aus sehr nassen Algen gesammelten Mischpopulation von fünf verschiedenen Arten (1 *Macrobiotus*, 4 *Hypsibius*) ausschließlich den kurzen Typus fand, meinte ich, in der Verschiedenheit des Biotops Moos und Süßwasser die Ursache für die Ausbildung langer und kurzer lateraler Vasa malpighii gefunden zu haben.

Bei dem Versuch, diese später als unrichtig erkannte Ansicht experimentell zu begründen, ergab sich ein Unterschied in der Permeabilität der Cuticula für Wasser bei Moos- und Süßwasserformen, wie die euryhygren hygrophilen und die stenohygren hygrophilen Eutardigraden (vgl. S. 204, 218, 228—230) hier kurz unterscheidend bezeichnet seien. Um die Durchlässigkeit der Cuticula für Wasser zu untersuchen, wurden Simplexstadien, also Tiere mit verschlossener Mundöffnung (vgl. S. 171, 172) in eine dünne Neutralrotlösung eingesetzt. Da man es den Tieren ansehen kann, ob sie bald defäzieren werden (vgl. S. 147), können solche, bei denen eine Defäkation nicht zu erwarten ist, für den Versuch gewählt werden; bei ihnen liegen die Kloakenränder so fest aneinander, daß eine Rotfärbung der Gewebe als Indicator für die Schnelligkeit des Wasserwechsels verwandt werden kann.

Zeit	25 *Macrobiotus hufelandii*-Simplexstadien aus Moos von besonnter Mauer	25 *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *augusti*-Simplexstadien aus Algen von Tümpelrand
12 Uhr	In dünne Neutralrotlösung eingesetzt	
12^{10}	Spuren von Rot in Schnauzenpartie	Körnchenzonen der Epidermis (vgl. S. 18—19) rosa
12^{20}	Schnauzenpartie rot	Körnchenzonen der Epidermis rot
12^{30}	Wenig rot in den Körnchenzonen	Rote Epidermis, rote Speicherzellen, roter Magen

Könnte man die Verschiedenheit in der Wasserdurchlässigkeit der Cuticula, wie diese erste Tabelle sie zeigt, als einen Speciesunterschied zwischen *Macrobiotus hufelandii* und *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *augusti* ansehen, so beweist die zweite Übersicht, in der Simplexstadien der gleichen Species aus Moos und aus Süßwasser miteinander verglichen werden, daß Verschiedenheit der Umweltsbedingungen Unterschiede in der Permeabilität der Cuticula für Wasser verursacht.

Zeit	25 *Hypsibius* (s. str.) *convergens*-Simplexstadien aus Moos von besonnter Mauer	25 *Hypsibius* (s. str.) *convergens*-Simplexstadien aus Algen von Tümpelrand
12 Uhr	In dünne Neutralrotlösung eingesetzt	
12^{10}	Farblos	Kopf rosa
12^{40}	Epidermis farblos, Magen rosa	Körnchenzonen der Epidermis rot
13^{20}	Spuren von Rot in den Körnchenzonen der Epidermis, Magen rot	Körnchenzonen der Epidermis dunkelrot, Magen rot
14^{40}	Unverändert, Rot in der Epidermis etwas reichlicher	Unverändert, aber auch Speicherzellen rot

Wenn die im Moos lebenden Individuen einen langsameren Wasserwechsel besitzen als die im Süßwasser lebenden, so bedeutet das für die Moosformen eine Erhöhung der Fähigkeit, aktiv lebenstätig zu bleiben, auch wenn im Tagesgang stärkere Schwankungen im Wassergehalt ihrer Wohnpflanzen eintreten. Es ginge zu weit, wenn man sagen würde, daß die Moosformen, da sie langsamer Wasser aufnehmen als die Süßwasserformen und das Wasser auch langsamer abgeben, mit dieser Fähigkeit einen Austrocknungsschutz besitzen und an Trockenzeiten angepaßt sind. In dieser Ausdrucksweise liegen zwei Fehler. Erstens hört bei allen Tardigraden, mögen sie nun schnell oder langsam Wasser abgeben, das aktive Leben auf, sobald die sie bedeckende Wasserschicht nicht mehr die Dicke des Tardigradenkörpers besitzt (vgl. S. 178), sobald also die Tiere nicht mehr allseitig von Wasser umgeben sind; vor Austrocknung geschützt ist demnach kein Tardigrade. Zweitens führt nicht die Wasserabgabe, sondern die O_2-Abnahme (vgl. S. 181) zur Annahme der Tönnchenform, zum Übergang aus dem aktiven Leben in den Ruhezustand. Die Austrocknung, die Wasserabgabe, ist eine sekundäre Erscheinung, durch die mechanisch die zunächst durch Muskeltätigkeit hergestellte Tönnchenform erhalten wird. Wenn in einem Moospolster, das etwa vom Tau der Nacht durchfeuchtet ist, in der Mittagssonne mit steigender Temperatur und Verdunstung der O_2-Gehalt des verbleibenden Wassers abnimmt, so werden die Moostardigraden mit ihrem langsamen Wasserwechsel nicht sofort Tönnchenform annehmen, sondern vielleicht bis zum Taufall der nächsten Nacht aktiv lebenstätig bleiben können. Im Effekt erleichtert also im Sinne der oben als zu weitgehend bezeichneten Formulierung der langsame Wasserwechsel den Moosformen die Kontinuität des aktiven Lebens, denn sie sind von den hygrometrischen Oscillationen, deren Tagesgang im Moos wirksamer ist als im Süßwasser, durch die Langsamkeit ihres Wasserwechsels einigermaßen unabhängig.

Die optimalen Ernährungsverhältnisse der zwischen den Algen lebenden Tiere (vgl. S. 168, 241) bedingen ein schnelles Wachstum und bei den rasch aufeinander folgenden Häutungen wird die Cuticula in einem Zustand abgestoßen, in dem sie bei den Moosformen noch viele

Tage der Epidermis aufliegen und durch deren Sekretion verstärkt werden würde. Intensität des Stoffwechsels bei den auf der Vegetationshöhe ihrer Nahrungsalgen massenhaft auftretenden Süßwasserformen ergibt eine dünne und für Wasser leicht permeable Cuticula. Da bei derselben Species, *Hypsibius* (s. str.) *convergens*, dünne wie dicke Cuticula vorkommt, dürften es die Ernährungsverhältnisse zwischen Algen und in Moos sein, die durch verschieden schnelle Aufeinanderfolge der Häutungen die Wasserdurchlässigkeit der Cuticula erhöhen oder verringern und nicht umgekehrt die dünne Cuticula den lebhaften Stoffwechsel bei den Süßwassertieren ermöglichen. In welchem Maße die durch seltenere Häutungen bei den Moosformen entstehende dicke Cuticula die Wasserabgabe bei der Austrocknung verzögert und damit den nur bei langsamer Wasserabgabe normal erfolgenden Übergang in die reguläre Tönnchenform ermöglicht, müßte durch Austrocknungsversuche noch festgestellt werden. Mir fehlt hierfür zurzeit das Material aus Süßwasseralgen. Zu vergleichen wären nämlich erstens Individuen einer euryhygren Species aus Moos und aus Algen, und zweitens eine echte Moosform, etwa *Macrobiotus coronifer*, mit einer stenohygren hygrophilen Art. Es ist zu erwarten, daß sich Unterschiede zeigen werden, indem etwa bei einer „dessication à nu" (vgl. S. 184, 278) die Wassertiere der euryhygren und die Angehörigen der stenohygren hygrophilen Species in kürzerer Zeit deformiert trocknen werden als die Moostiere der euryhygren Art oder die echte Moosform. Oder es werden sich frisch gehäutete Tiere aus Moos ähnlich verhalten wie die Tiere aus Wasser. Bis die Ergebnisse solcher Versuche vorliegen, läßt es sich nur vermutungsweise sagen, daß die Austrocknungsunfähigkeit der stenohygren hygrophilen Tardigraden durch ihre für Wasser leicht durchlässige und daher bei der Austrocknung das Wasser schnell abgebende Cuticula bedingt ist.

Der für die oben beschriebenen Neutralrotversuche (vgl. S. 566) verwandte *Hypsibius* (s. str.) *convergens* bewies, daß kurze laterale Vasa malpighii bei Tieren aus Moos wie aus Süßwasser vorkommen, da alle 70 untersuchten Tiere diesen Typus zeigten. Ebenso besitzen *Macrobiotus richtersii* und *Macrobiotus intermedius*, beide an nassen wie trockenen Biotopen gefundene Species (vgl. S. 410, 230) durchweg den kurzen Typus. *Macrobiotus harmsworthi* und *Macrobiotus hufelandii*, zwei euryhygre Arten (vgl. S. 230, 441) haben lange laterale Vasa malpighii, ebenso *Macrobiotus coronifer*, eine echte Moosform. *Hypsibius oberhaeuseri*, eine vorzugsweise im Moos, aber auch im Wasser gefundene Art (vgl. S. 230), hat kurze laterale Vasa, ebenso die hygrophilen, wenn auch nicht gerade stenohygren *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *nodosus*, *H.* (*I.*) *augusti*, der euryhygre *Hypsibius* (s. str.) *evelinae* und der bisher nur im Moos gefundene *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *prosostomus*. Die sechs von Thulin (184, fig. 20—28) abgebildeten Hypsibien

H. (*Calohypsibius*) *truncatus* (trockenes Moos), *H.* (*Isohypsibius*) *undulatus* (Flechten und Moos), *H.* (*I.*) *granulifer* (Moos aus einem Teich), *H.* (*Diphascon*) *prorsirostris* (Moos), *H.* (*D.*) *arduifrons* (Moos) und *H.* (*D*) *tenuis* (Moos) zeigen sämtlich kurze laterale Vasa malpighii.

Diese Übersicht erweist, daß die Längenunterschiede der lateralen Vasa Speciesunterschiede sind, auf die künftig in den Diagnosen geachtet werden möge. Ferner ist nach dem bisherigen Stand der Untersuchungen zu erkennen, daß bei den Hypsibien nur kurze Vasa vorkommen; die Untergattungen einschließlich *Diphascon* erweisen sich, wie in den Krallenmerkmalen, auch hinsichtlich des Bautypus der lateralen Vasa malpighii als zusammengehörig. Bei der Gattung *Macrobiotus* treten bald lange, bald kurze, laterale Vasa auf; vielleicht ermöglicht dieser Charakter ein natürliches System des bisher zur Erleichterung der Determination in ganz künstliche Gruppen geschiedenen Genus.

Die morphologischen Verschiedenheiten der lateralen Vasa malpighii sind mit der Unterscheidung der beiden Typen „lang" und „kurz" nicht erschöpft. Der lange Typus,

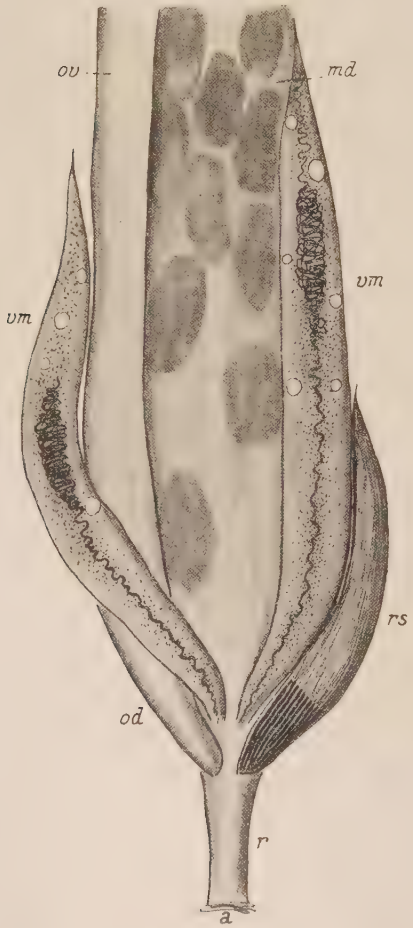


Fig. 391. Ventralansicht der lateralen Vasa malphigii des langen Typus (*Macrobiotus hufelandii*). Vergr. etwa 800 : 1.

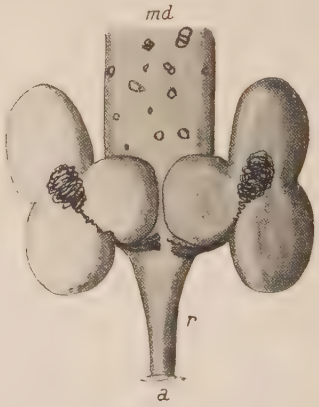


Fig. 392. Ventralansicht der lateralen Vasa malpighii des kurzen, dreilappigen Typus [*Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri*]. Etwa 800 : 1.

wie ihn Fig. 391 darstellt, zeigt bei Untersuchung des lebenden Tieres jederseits ein schlangengurkenförmiges Organ mit kaum erkennbarem

Lumen. Das rechte laterale Vas eines 585 μ langen *Macrobiotus hufelandii*-♀ war 128 μ lang, 16 μ breit. Läßt man Macrobioten mit langen lateralen Vasa (Länge 78 μ, Breite 13 μ) hungern, so reduziert sich die Länge der Vasa auf 60 μ, die größte Breite bleibt zwar 13 μ, aber es findet sich eine derartige Breite nur noch auf kurzer Erstreckung etwas caudal von der Mitte des Vas, das im übrigen viel schmaler (6 μ) wird. Beim Hungern wird also, wie von den Speicherzellen und dem Inhalt des Ovars, auch von den lateralen Vasa malpighii Substanz resorbiert. Bei dem kurzen Typus, wie ihn Fig. 392 zeigt, sind die lateralen Vasa malpighii dreilappig, kleeblattförmig; ihre Größe bei einigen Arten gibt die nachstehende Tabelle an:

Species	Länge des Tieres	Länge eines der lateralen Vasa	Breite einer der lateralen Vasa
Macrobiotus richtersii	544 μ	64 μ	32 μ
Macrobiotus intermedius	294 μ	24 μ	12 μ
Hypsibius (s. str.) *convergens* . .	305 μ	27 μ	22 μ
Hypsibius (s. str.) *oberhaeuseri* .	190 μ	24 μ	15 μ

Bei mehreren Species, z. B. den meisten untersuchten *Macrobiotus intermedius* und gelegentlich auch bei *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri*, tritt der kurze Typus der lateralen Vasa malpighii ohne eine deutliche

Fig. 393. Ventralansicht der lateralen Vasa malpighii des kurzen, bohnenförmigen Typus (*Macrobiotus richtersii*). Etwa 800 : 1.

Fig. 394. Ventralansicht der lateralen Vasa Malpighii des kurzen, gestreckten Typus [*Hypsibius* (s. str.) *evelinae*]. Etwa 800 : 1.

Teilung in drei den drei Zellen des Organs entsprechende Lappen auf; die drei Zellen bilden vielmehr einen einheitlichen, etwa bohnenförmigen Klumpen (vgl. Fig. 393). Gleichfalls zum kurzen Typus müssen die lateralen Vasa malpighii des *Hypsibius* (s. str.) *evelinae* gerechnet werden (Fig. 394). Bei dieser Art ist jedes laterale Vas im Vergleich zu den anderen des kurzen Typus etwas in die Länge gestreckt, aber doch wesentlich breiter und kürzer als bei dem langen Typus. Bei

einem 625 μ langen *Hypsibius* (s. str.) *evelinae*-♀ ist das rechte laterale Vas 64 μ lang, 40 μ breit. Wenn aus diesem etwas gestreckten, einheitlichen, lateralen Vas des *H.* (s. str.) *evelinae* die mittlere Zelle vorspringt, so ergibt sich eine Form, wie sie bei *H. evelinae* gelegentlich, bei *H.* (*Isohypsibius*) *augusti* regelmäßig anzutreffen ist (Fig. 395A). Läßt man *H.* (*Isohypsibius*) *augusti*-Individuen mit einer solchen verbreiterten Mittelzelle der lateralen Vasa malpighii drei Wochen lang hungern, so wird der vorstehende Lappen dieser Zelle resorbiert (Fig. 395B).

Daß die Vasa malpighii Exkretionsorgane sind, konnte oben (vgl. S. 89, 149—150) noch nicht mit voller Sicherheit angegeben werden. Die nachstehenden Beobachtungen erweisen nunmehr die exkretorische Funktion der drei Vasa malpighii, der beiden lateralen und der dorsalen

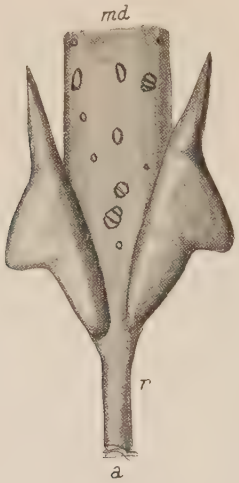


Fig. 395A. Ventralansicht der lateralen Vasa malpighii des kurzen, gestreckten Typus mit vorspringender Mittelzelle [*Hypsibius* (*Isohypsibius*) *augusti*].

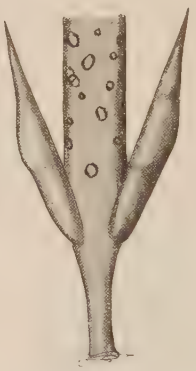


Fig. 395B. Derselbe Typus nach drei Wochen langem Hungern. Etwa 800 : 1.

Drüse. Ventralansichten des lebenden Tieres, bei denen die dorsale Drüse nur durch den Mitteldarm durchschimmert, sind für das Erkennen der im Plasma aller drei Darmanhangsdrüsen auftretenden lichtbrechenden Granula und Vakuolen besonders geeignet. Um die Darmkrystalle von den Einschlüssen der Vasa deutlich zu unterscheiden, ist die dorsale Drüse, deren Topographie Fig. 1, 2, 36, 37, 58, 59 (*dd*) darstellen, hier fortgelassen worden. Einiges von der Exkretanhäufung und Ausscheidung zeigen die lateralen Vasa in den Figuren 391 bis 395; die aufeinanderfolgenden Stadien der Exkretion sind in Fig. 396A bis D abgebildet. Das erste Stadium wird durch feine Körnchen im Plasma der Drüsenzellen gekennzeichnet (Fig. 396A). Diese Körnchen nehmen im nächsten Stadium zu und sammeln sich im mittleren Teil der Drüse, wo sie sich zur Bildung von Fäden aneinanderlegen (Fig. 396B). Weitere Zusammenballung und Knäuelung der Exkret-

fäden veranschaulicht Fig. 396C, in der auch die ersten Vakuolen in der Randzone der Drüse erkennbar sind. Vermehrung der Vakuolen und eine deutliche Auflösung des Exkretknäuels, der sich in die Ausführgänge der Darmanhangsdrüsen schlängelt, sind in den Fig. 391 und 396D dargestellt. Auf Schnitten ist von den Körnchen nichts zu

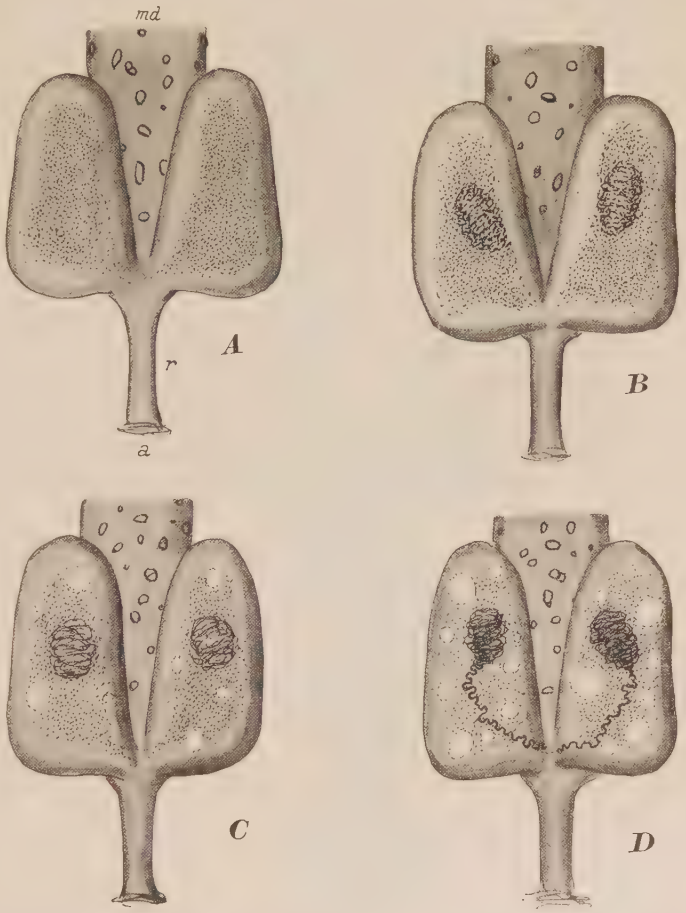


Fig. 396A—D. Ansammlung und Ausscheidung der Exkrete in den lateralen Vasa malpighii von *Macrobiotus intermedius* (vgl. Text). Etwa 1000 : 1.

erkennen, sei es, daß sie bei der Durchführung durch Alkohol usw. sich auflösen, sei es, daß sie nach der Aufhellung optisch nicht mehr differenziert sind. Mit den üblichen Kern- und Plasmafarbstoffen sind sie nicht zu färben.

Die Granula der Vasa malpighii sehen zwar ähnlich, aber nicht ebenso aus, wie die in den Fig. 392 bis 396 abgebildeten Exkretkrystalle in den Darmzellen (vgl. S. 85—86, 149) und Faeces; vor allem sind die Körnchen der Vasa wesentlich kleiner. Wo der lange Typus der lateralen Vasa auftritt, also bei einigen Macrobioten, habe ich niemals

Darmkrystalle gefunden. Ob das ein Ausdruck intensiverer Exkretionstätigkeit der lateralen Vasa malpighii des langen Typus ist, läßt sich nicht mit Sicherheit behaupten. Aber jedenfalls beweist die Tatsache, daß bei den vielen Tieren, bei denen ich lange laterale Vasa gefunden habe, niemals Darmkrystalle vorkamen, einen Zusammenhang zwischen

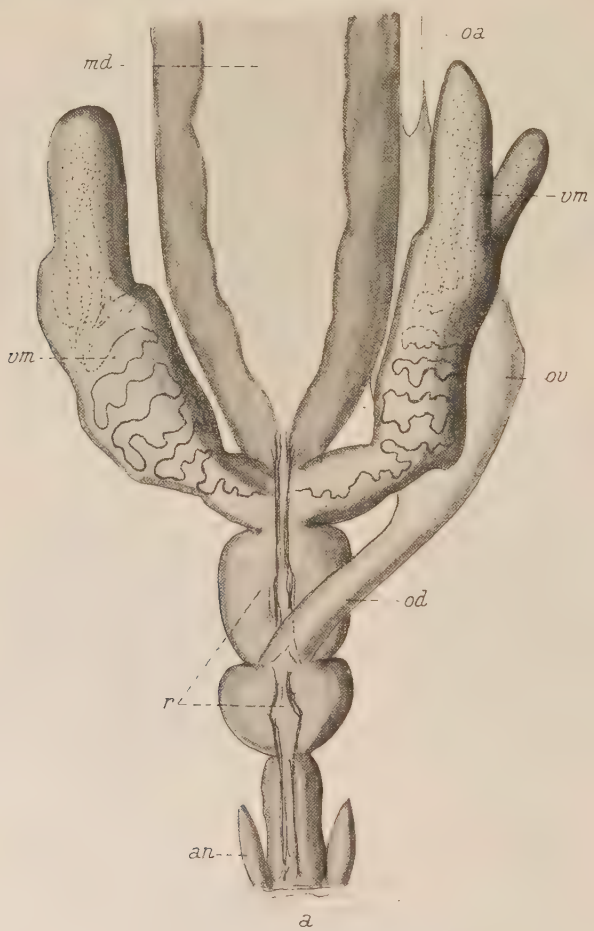


Fig. 397. Ventralansicht des Caudalteils des Darmtractus, der lateralen Vasa malpighii und der Gonade eines *Milnesium tardigradum*-♀; die Vasa malpighii (*vm*) im Stadium der Elimination der Exkrete. Etwa 800 : 1.

dem Modus der Exkretion und der Länge der lateralen Vasa. Die Natur der Darmkrystalle als Exkrete ist oben bereits besprochen worden (vgl. S. 86, 149); es sind vermutlich stickstoffhaltige Ausscheidungsprodukte, vielleicht Harnsäurekrystalle; jedenfalls lösen sie sich in schwachen Säuren nicht, wohl aber in Natronlauge. Da auch bei der Defäkation fast immer einzelne Krystalle in den Mitteldarmzellen zurückbleiben, kann man, von den seltenen Fällen einer vollständigen

Elimination der Darmkrystalle bei der Defäkation abgesehen, sagen, daß bei allen Tieren Darmkrystalle vorkommen, die laterale Vasa malpighii vom kurzen Typus besitzen. Vielleicht stellt der kurze und meist an Drüsenmasse kleinere Typus der lateralen Vasa ein Exkretionsorgan dar, das nicht so vollständig die Stoffwechselabbauprodukte ausscheidet, wie der lange Typus. Ein quantitativer Unterschied in der Exkretspeicherung seitens der Epidermiszellen (vgl. S. 18, 148) bei Arten mit langen und solchen mit kurzen lateralen Vasa war nicht feststellbar. Für die Exkretion, soweit sie durch den Darm und seine caudalen Anhänge erfolgt, ließe sich vergleichend-physiologisch eine Reihe aufstellen, ausgehend von den Heterotardigraden mit ihrer großen Darmoberfläche (vgl. S. 89) und mit ausschließlicher Darmexkretion über die Eutardigraden mit kurzen lateralen Drüsen und Darmexkretion neben der Exkretion durch die Vasa malpighii bis zu den Eutardigraden mit langen lateralen Vasa und Exkretion nur durch Anhangsdrüsen des Darmes.

Zu diesem letzten Typus gehört auch *Milnesium tardigradum*; bei 325 μ, 400 μ und 480 μ langen Tieren waren die lateralen Vasa 40, 50 und 70 μ lang. Darmkrystalle treten bei *Milnesium*, soweit ich bisher beobachten konnte, nicht auf, dagegen kommen, wie das bereits beschrieben worden war (vgl. S. 81), in den Mund- oder Speicheldrüsen von *Milnesium* krystallinische Massen vor, die sehr ähnlich aussehen, wie die erwähnten Darmkrystalle. Die Form der Darmanhangsdrüsen, und zwar der lateralen, ist in der Ventralansicht eines weiblichen Tieres (Fig. 397) dargestellt; die dorsale Drüse (*dd*) zeigt Fig. 398. Wie bei allen Eutardigraden, sitzen auch bei *Milnesium* alle drei Vasa malpighii an der Übergangsstelle von Mitteldarm und Rectum. Die Ausführungsgänge der Vasa münden in das durch seine cuticulare Auskleidung gekennzeichnete Rectum ein. Der dem Enddarm benachbarte Mündungsteil der Drüsen ist etwa walzenförmig gestaltet, weiter lateral- und rostralwärts werden die Drüsen breiter, weisen lappenartige Vorsprünge auf und enden mit einem bis drei Zipfeln. Die Anordnung des Exkretfadens in Fig. 397 entspricht dem in Fig. 396 abgebildeten Endstadium des Exkretionsvorganges, in dem der geschlängelte Faden aus der Drüse eliminiert wird. Unmittelbar auf die Einmündungsstelle der Vasa malpighii in das Proctodaeum folgt bei *Milnesium* eine kugelige Verdickung der Darmwand und caudal von dieser unmittelbar hinter der Einmündung des Oviduktes eine zweite, etwas kürzere derartige Verstärkung. Das Rectallumen ist in diesen aufgetriebenen Partien nicht, oder im Bereich der caudalen nur unwesentlich erweitert. Ob die Zellen der Enddarmwand in diesen bulbösen Abschnitten sekretorisch tätig sind, ist noch nicht bekannt. Ein Receptaculum seminis, das bei ablagereifen Weibchen erkennbar sein müßte, scheint bei *Milnesium* zu fehlen (vgl. S. 95).

Die beiden beschriebenen rectalen Bulbi sind offenbar keine accessorischen Genitaldrüsen, denn sie finden sich in beiden Geschlechtern und auch bei jungen Tieren morphologisch gleichartig ausgebildet. Das Männchen mit seinem transversal gelagerten, rostralwärts gerundeten, caudalwärts etwas abgeplatteten, also annähernd bohnenförmigen Hoden zeigt Fig. 398; bei einem 480 μ langen Tier betrug die Länge des Hodens 45 μ, die Breite 55 μ. Der Bau der lateralen und dorsalen Vasa malpighii ist beim ♂ derselbe, wie beim ♀; bei einem 480 μ langen ♂ maßen die lateralen Vasa 65 μ in der Länge. Dieses Maß der Körperlänge eines ♂ zeigt, daß man nicht in jeder Population Größenunterschiede zwischen ♂♂ und ♀♀ feststellen kann (vgl. S. 110), denn in dem untersuchten Moos, in dem auf 50 ♀♀ 2 ♂♂ kamen, maßen auch die ♀♀ nicht über 500 μ. Bezüglich der als sekundäre Sexualcharaktere bereits beschriebenen Vorderkrallen des ersten Beinpaares des *Milnesium*-♂ sind einige Maße nachzutragen: die Nebenäste oder Basalkrallen des ersten Beinpaares sind länger (18 μ) als an den übrigen Beinpaaren (13 μ) des 480 μ langen Tieres, die Hauptäste oder Terminalkrallen sind kürzer (13 μ) als die entsprechenden Krallenelemente an den übrigen Beinpaaren (17 μ).

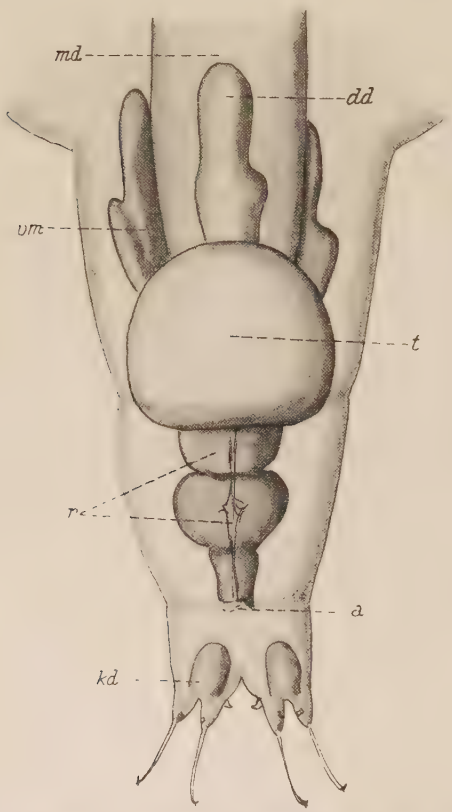


Fig. 398. Dorsalansicht des Hinterendes eines *Milnesium tardigradum*-♂ mit dem Hoden (*t*) und den drei Vasa malpighii (*vm*, *dd*); Muskulatur und Speicherzellen fortgelassen. Etwa 800 : 1.

X. Erklärung der in den Figuren 1—134 verwendeten Bezeichnungen

(Für Fig. 5, 6, 8—10, 17, 27, 30—35, 99, 101, 114 und 129 besondere Bezeichnungen.)

I = Unterschlundganglion.
II—V = erstes bis viertes Bauchganglion.
a = After.
ac = alte Cuticula.
ad = anale Drüse, d. h. Rectalzellen mit sekretorischer Funktion.
ak = alte Kralle.
am = Muskelansatzstelle.

ap = Apophyse.
ar = Archenteron.
b = Blutkörper (Speicherzelle).
bd = buccales Ganglion.
bm = Basalmembran.
bma = Speicher- und Muskelzellenanlage.
c, clava = Clava.
cc = Cystencuticula.
cd = caudaler Mediandorn.
ce = Gehirn.
ch = mediane Haftlappenversteifung bei *Batillipes*.
co = Konnektiv vom Außenlappen des Gehirns zum 1. Bauchganglion.
coe = Coecum (caudaler Darmblindsack).
cu = Cuticula.
cy = Cytoplasmamassen im Hoden.
d = Ductus deferens.
db = Dorn auf dem Bein.
dd = dorsale Drüse (histologisch und physiologisch mit *vm* identisch).
de = Lateraldorn bei *Batillipes* (dem Dorn bei *e* der Echiniscen entsprechend).
di = mittlerer Beinabschnitt.
dm = dorsaler Längsmuskel.
do = Dornfalte.
dorn = Dorsaldorn von *Echiniscus*.
e = Epidermis.
ei = Ei.
ek = Ektoderm.
en = Entoderm.
ex = Extremitätenanlage.
f = Falten der Mundröhre von *Milnesium*.
ft = bei *Batillipes* Fetttropfen im Gehirn; bei *Echiniscus* freie Reservestoffanhäufung in der Leibeshöhle.
fu = Furca des Stiletts.
g = vorletzter Lateraldorn bei *Batillipes*.
$g\alpha_1$, $g\alpha_2$ = Nebenganglien.
go = Gonoporus.
gon = Gonade.
h = Hülle (bei *Tetrakentron*).
hl = Haftlappen (bei *Batillipes*).
ir = Interradius im Schlundkopf.
k = Kralle.
kc = Kopfcoelomsack.
kd = Krallen- oder Extremitätendrüse.
kda = Krallen- oder Extremitätendrüsenanlage.
kh = Zehenpapille, Krallen- oder Zwischenkrallenhaut.
ko = Komma (Microplacoid).
l = Cirrus lateralis.
lc = äußerer Lappen des Gehirns (Oberschlundganglions).
li = innerer Lappen des Gehirns (Oberschlundganglions).
m = Muskel.
mc = Cirrus medianus.
md = Mitteldarm.
me = Cirrus medialis externus.
mi = Cirrus medialis internus.
mk = Muskelzellkern.
mm = Mitteldarmmuskel.
mr = Mundröhre.
mv = Muskelansatzvorsprung der Mundröhre.
mw = Mundhöhlenwand.
mz = Mitteldarmzelle.
n = Anlage des Nervensystems.
n_0—n_3 = periphere Nerven.
na = anales Nebenganglion.
nc = neue Cuticula.
ng = Nebenganglion.
nk = neue Kralle.
o = Mundöffnung.
oa = Ovaraufhängeband.
oc = Auge.
od = Ovidukt.
oe = Oesophagus.
ov = Ovar.
oz = Ovarendothelzelle.
p = Papilla cephalica.
p_1 = peripheres Ganglion.
pa = Papille auf dem vierten Bein.
pd = Proctodaeum.
po = Porus der Zehen von *Batillipes*.
pr = Perradius im Schlundkopf.
pro = proximaler Beinabschnitt.
r = Rectum.
ra = Radius im Schlundkopf.
rc = Rumpfcoelomsack.
rk = Richtungskörper.
rm = Rectalmuskel (Musc. levator ani).
rs = Receptaculum seminis.
s = Stilett.
sc = Schizocoel.

sch = Schlundröhre.
sd = Stomodaeum.
sd_1 = Munddrüsenanlage.
sd_2 = Schlundkopfanlage.
sc = Schlundkopfepithelzelle.
sh = Scheidenhalter.
shp = Schlundpforte.
sk = Schlundkopf.
sl = Schlundkopfleiste bei den Heterotardigraden, Schlundkopfeinlagerung bei den Eutardigraden.
sm = Stilettmuskel.
so = Sinnesorgan von *Tetrakentron*.
sp = Munddrüse (Speicheldrüse).
spg = Spermatogonie.
spk = Spermakern.
spt = Septulum.
sr = Schlundring.
sra = Schlundringanlage.
ss = Stilettscheide.
st = Stiletträger.
t = Hoden.
ta = Hodenaufhängeband.
te = Hodenepithelzelle.
ü = Übergang vom Oesophagus (Vorderdarm) zum Magen (Mitteldarm).
ug = Urkeimzelle.
uh = Urdarmhöhle.
v = Vakuole in der Krallendrüse.
vf = ventrale Querfalte (beim Embryo).
vl = ventraler Längsmuskel.
vm = Vasa malpighii (vgl. *dd*).
vs = Vesicula seminalis.
z = bei *Batillipes* Zehen; bei *Milnesium* Mundzipfel.
zg = Zellgrenze.

XI. Literaturverzeichnis

1. Alpatoff, W., Epiphytengewässer und deren Fauna, in: Russ. Hydrobiol. Ztschr., Vol. 1, No. 5—6, p. 164—166, Saratow 1922.
2. Ammann, J., Beitrag zur Kenntnis der schweizerischen Tardigraden, in: Mittl. naturf. Ges. Bern 1908, p. 1—16, 2 fig., Bern 1909.
3. Basse, A., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Tardigraden, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 80, Heft 2, p. 259—281, tab. 15—16, Leipzig 1905.
4. Baumann, H., Die Fähigkeit des Wiederauflebens nach Eintrocknen bei Tieren der Moosfauna, in: S.-Ber. Ges. ges. Naturw., 1919, No. 8, p. 64—75, Marburg 1920.
5. —, Mitteilungen zum feineren Bau der Tardigraden, in: Zool. Anz., Vol. 52, No. 3—4, p. 57—67, Leipzig 1920.
6. —, Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Tardigraden (Macrobiotus hufelandii), in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 118, Heft 4, p. 637—652, Leipzig 1921.
7. —, Die Anabiose der Tardigraden, in: Zool. Jahrb., Vol. 45, Syst., p. 501—556, Jena 1922.
8. —, Bemerkungen zur Anabiose von Tardigraden, in: Zool. Anz., Vol. 72, No. 5—8, p. 1—4, Leipzig 1927.
9. Beal, F. E. L., Tardigrades and eggs, in: Americ. Natural., Vol. 14, No. 8, p. 593 bis 594, fig. 1—3, Philadelphia 1880.
10. Bernard, Claude, Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et au végétaux. Vol. 1, 2. Leçon: Les trois formes de la vie, p. 65—124. Paris 1878.
11. Blainville, H. M. D. de, Sur quelques petits animaux qui, après avoir perdu le mouvement etc., in: Ann. sc. nat., Vol. 9, p. 104—110, Paris 1826.
12. —, Tardigrade, *Tardigradus* (Entomoz.), in: Dictionn. d. scienc. natur., Vol. 52, p. 256, Strasbourg 1828.
13. Bosc, L. A. G., Tardigrade, in: Nouv. Dictionn. d'Hist. natur., nouv. édit., Vol. 32, p. 467, Paris 1819.
14. Botezat, E., Ueber Tardigraden, in: Verh. d. Deutsch. Ges. Naturf. u. Ärzte, 74. Versammlg. (Karlsbad), 2. Teil, 1. Hälfte, p. 166, Leipzig 1903.
15. Brehm, V., Neuere Studien über wasserbewohnende Tardigraden [Referat], in: Intern. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Vol. 2, p. 278—281, Leipzig 1909.

16. Broca, Paul, Rapport sur la question . . . au sujet de la réviviscence des animaux desséchés, in: C. R. et Mém. soc. Biol., 3. sér., Vol. 2 (1860), Mémoires, p. 1—139, tab. 3, Paris 1861.
17. Carlzon, C., Schwedische Tardigraden, in: Zool. Anz., Vol. 34, No. 5, p. 137—142, Leipzig 1909.
18. Cockerell, T. D. A., The biology of Lake Baikal, in: Science, Vol. 66, No. 1719, p. 552—554, New York 1927, xii.
19. Corti, B., Osservazioni microscopiche sulla Tremella e sulla circolazione del fluido in una Pianta acquajuola [*Chara*], 208 p., 3 tab., 8°, Lucca 1774 [Tardigrada, p. 97, 100].
20. Cuénot, L., Tardigrada, in: Commensaux et parasites des Echinodermes (I), in: Rev. biol. Nord de la France, Vol. 5 (1892—1893), p. 16—19, tab. 1, fig. 4—5, Lille 1893.
21. —, Description d'un Tardigrade nouveau de la faune française, in: C. R. Acad. Sc., Vol. 182, p. 744—745, Paris 1926, iii.
22. —, Tardigrades, in: L'entonnoir vibratile de la néphridie des péripates etc., in: Ann. soc. roy. Zool. Belg., Vol. 56 (1925), p. 13—17, Bruxelles 1926, iv.
22a. —, Les Tardigrades de la Faune Française, in: C. R. Congr. soc. sav. 1926, Sciences, p. 372—374, Paris 1927.
22b. —, Formation des espèces chez les Tardigrades, in: C. R. Congr. soc. sav. 1926, Sciences, p. 374—375, Paris 1927.
23. Daday, E. v., Untersuchungen über die Süßwasser-Mikrofauna Paraguays, in: Zoologica, Heft 44, 374 p., 1 fig., 23 tab. [Tardigrada, p. 271], Stuttgart 1905.
24. —, Untersuchungen über die Süßwasser-Mikrofauna Deutsch-Ost-Afrikas, in: Zoologica, Heft 59, 314 p., 19 fig., 18 tab. [Tardigrada, p. 236—237, tab. 17, fig. 1—5], Stuttgart 1910.
25. Davaine, C., Recherches sur les conditions de l'existence ou de la non-existence de la réviviscence chez des espèces appartenant au même genre, in: Ann. sc nat., 4. sér., Vol. 10, p. 335—337, Paris 1858.
26. Della Valle, P., Tardigrada, in: Fauna degli Astroni, No. 7 (1915), in: Ann. Mus. zool. R. Univ. Napoli (n. ser.), Suppl., p. 1—36, tab. 8—11, Napoli 1914.
27. Doyère, L., Mémoire sur les Tardigrades (1. Teil), in: Ann. sc. nat., sér. 2, Vol. 14 (Zool.), p. 269—361, tab. 12—19, Paris 1840.
28. —, Mémoire sur les Tardigrades (suite) Chap. III, in: Ann. sc. nat., sér. 2, Vol. 17 (Zool.), p. 193—205, Paris 1842.
29. —, Mémoire sur les Tardigrades, Chap. III [err. pro IV] et Appendice, ibid., Vol. 18 (Zool.), p. 5—35, Paris 1842.
30. Dujardin, F., Mémoire sur un ver parasite etc. . . ., sur le Tardigrade etc. . . ., in: Ann. sc. nat. sér. 2, Vol. 10 (Zool.), p. 175—191 [Tardigrada: p. 181—185, tab. 2, fig. 4—7], Paris 1838.
31. —, Sur les Tardigrades etc., in: Observations zoologiques, ibid., sér. 3, Vol. 15 (Zool.), p. 161—166, tab. 3, fig. 6—11, Paris 1851.
32. Du Trochel [err. pro Trochet], R. H. J., Recherches sur les Rotifères, in: Ann. mus. hist. nat., Vol. 19, p. 355—387, tab. 18 [Tardigrada: p. 381—384, tab. 18, fig. 17], Paris 1812.
33. Dutrochet, R. H. J., Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, Vol. 2, Bruxelles 1837.
34. Ehrenberg, Chr. G., [Über das Wiederaufleben der Moosfauna], in: Oken's Isis 1834, Heft 6—7, p. 710—713, Leipzig 1834.
35. —, Fortgesetzte Beobachtungen usw., mit Nachtrag und Novarum Specierum Diagnosis, in: Mon. Ber. Ak. Wissensch. Berlin 1848, p. 370—381 [Tardigraden: p. 381], Berlin 1848.

36. Ehrenberg, Chr. G., Diagnoses novarum formarum, in: Mon. Ber. Ak. Wissensch. Berlin 1853, p. 526—533 [Tardigrada], Xenomorphidae, p. 530, 531—533, Berlin 1853.
37. —, Mikrogeologie usw. Leipzig, Voss, 1854, Fol. (XXVIII, 504 p., Tfl.-Erkl. 31 p., Atlas 41 tab.).
38. —, Beitrag zur Bestimmung des stationären mikroskopischen Lebens in 20 Tausend Fuß Alpenhöhe, in: Abh. Ak. Wissensch. Berlin 1858, p. 429—456, tab. 1—3 [Tardigrada: tab. 1—2], Berlin 1859.
38a. —, Über das mikroskopische Leben des Mont Blanc-Gipfels nach Dr. Pitschner's Material, in: Mon. Ber. Kgl. Preuß. Ak. Wissensch. Berlin 1859, p. 775—783, Berlin 1860.
38b. —, Mikroskopisches Leben auf der Insel St. Paul im Süd-Ocean, in: Mon. Ber. Kgl. Preuß. Ak. Wissensch. Berlin 1861(2), p. 1085—1102 [*Macrobiotus hufelandii*, p. 1097], Berlin 1862.
39. Eichhorn, Joh. Conr., Beyträge zur Natur-Geschichte der kleinsten Wasser-Thierchen, mit 8 Kupfer-Tafeln [p. 74, tab. 7, fig. E, der Wasser-Bär], Danzig 1775.
40. v. Erlanger, R., Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden usw. Vorl. Mitt. I, in: Biol. Ctrbl., Vol. 14, No. 16, p. 582—585, Leipzig 1894.
41. —, Dasselbe, Vorl. Mitt. II, ibid., Vol. 15, No. 21, p. 772—777, Leipzig 1895.
42. —, Beiträge zur Morphologie der Tardigraden usw., in: Morphol. Jahrb., Vol. 22, No. 4, p. 491—513, tab. 20—21, Leipzig 1895.
43. Forel, F. A., Le Léman, Monographie limnologique, Vol. 3, 1. Livr. [Tardigrada, p. 90], Lausanne 1901.
44. Fromentel, E. de, Recherches sur la révivication des Rotifères, des Anguillules et des Tardigrades, in: Associat. franç. pour l'avancem. d. sciences, C. rend. de la 6. Session (Le Havre 1877), p. 641—657, Paris 1878.
45. Gavarret, J., Quelques expériences sur les Rotifères, les Tardigrades et les Anguillules des mousses des toits, in: Ann. sc. nat., sér. 4, Vol. 11 (Zool.), p. 315—330, Paris 1859.
46. v. Goes, A. Th., Om Tardigrader, Anguillulae m. m. fr. Spetsbergen, in: Öfvers. Kongl. Vetensk.-Akad. Handl., 19. Jahrg., 1862, p. 18, Stockholm 1863.
47. Goeze, J. A. E., Herrn Karl Bonnet's Abhandl. a. d. Insektologie, aus d. Französ. übers. usw., 2. Beobachtg., Über den kleinen Wasserbär, p. 367—375, tab. 4, fig. 7, Halle 1773.
48. —, Beobachtungen über die in der Stubenwärme aus den Eyern erzeugte Frösche, in: Der Naturforscher, 20. Stück, p. 106—130 (Tardigr., p. 114—115, 120, 121], Halle 1784.
49. Greeff, R., Über das Nervensystem der Bärthierchen usw., in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 1, p. 101—123, tab. 4, Bonn 1865.
50. —, Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Bärthierchen, ibid., Vol. 2, p. 102—131, tab. 6—7, Bonn 1866.
51. Hay, W. P., A bear-animalcule renamed, in: Proc. biol. soc. Washington, Vol. 19 (1906), p. 46—47, Washington 1907.
52. —, A new species of bear-animalcule from the coast of North-Carolina in: Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 53, p. 251—254, tab. 33, Washington 1917.
53. Heinis, F., Tardigraden der Schweiz, in: Zool. Anz., Vol. 32, p. 633—638, fig. [1], Leipzig 1908.
54. —, Zur Metamorphose einiger Echiniscus-Arten, in: Zool. Anz., Vol. 33, No. 2—3, p. 69—71, Leipzig 1908.
55. —, Beitrag zur Kenntnis der Moosfauna der Kanarischen Inseln, in: Zool. Anz., Vol. 33, No. 21, p. 711—716, 2 fig., Leipzig 1908.
56. —, Systematik und Biologie der moosbewohnenden Rhizopoden, Rotatorien und Tardigraden usw., in: Arch. Hydrobiol. u. Planktonkd., Vol. 5, p. 1—115 (Seitenzahlen des Sep.-Abdr.), Stuttgart 1910.

57. Heinis, F., Beitrag zur Kenntnis der centralamerikanischen Moosfauna, in: Rev. Suisse Zool., Vol. 19, No. 9, p. 253—266, 3 textfig., tab. 4, fig. 8—10 [Tardigrada, p. 262ff., textfig. 3], Genève 1911.
58. —, Die Tardigraden des Rhätikon, in: Rev. Suisse Zool., Vol. 20, No. 16, p. 775 bis 779, Genève 1912.
59. —, Tardigrada (p. 713—724, 728, fig. 41—46) in: Die Moosfauna Columbiens, in: Mém. soc. neuchât. scienc. nat., Vol. 5 (Voyage d'exploration scientifique en Colombie), p. 675—730, Neuchâtel 1914.
60. —, Über die Mikrofauna am Bölchen, in: Tätigkeitsber. naturf. Ges. Baselland 1911—1916, p. 81—98, tab. 1, Liestal 1916.
61. —, Tardigraden aus der Umgebung von Triest, in: Zool. Anz., Vol. 49, No. 3—4, p. 94—96, 1 fig., Leipzig 1917.
62. —, Über die Mikrofauna alpiner Polster- und Rosettenpflanzen, in: Festschr. z. Feier d. 60. Geburtstages von Friedrich Zschokke, No. 6, 30 p., 1 fig., Basel 1921.
63. —, Beitrag zur Moosfauna des Krakatau, in: Verh. Naturf. Ges. Basel, Vol. 39, p. 57—65, Basel 1928.
64. —, Die Moosfauna des Krakatau, in: Treubia, Vol. X, p. 231—244, tab. 9 [Tardigrada, fig. 2], Buitenzorg 1928.
65. Henneke, J., Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie der Tardigraden (Macrobiotus macronyx Duj.), in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 97, Heft 4, p. 721—752, tab. 33, Leipzig 1911.
66. Joseph, G., Systematisches Verzeichnis der in den Tropfstein-Grotten von Krain einheimischen Arthropoden nebst Diagnosen der vom Verfasser entdeckten und bisher noch nicht beschriebenen Arten, in: Berl. Entomol. Ztschr., Vol. 26, p. 1—50, Berlin 1882.
67. Jung, R. A., [Das Wiederaufleben eingetrockneter Tardigraden], in: Zeitschr. ges. Naturwissensch. (Halle), Vol. 54, 3. Folge, 6. Bd., p. 190—192, Berlin (Paul Parey) 1881.
68. Kaufmann, J., Über die Entwicklung und systematische Stellung der Tardigraden, in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 3, Heft 2, p. 220—232, tab. 6, fig. 1—20, Leipzig 1851.
69. v. Kennel, J., Die Verwandtschaftsbeziehungen und die Abstammung der Tardigraden, in: S. Ber. Dorp. Naturf. Ges. Jhrg. 1891, p. 504—512, Dorpat 1891.
70. Lance, D., Contribution à l'étude anatomique et biologique des Tardigrades (Genre Macrobiotus Schultze), 229 p., tab. 1—3, Diss., Paris 1896.
71. Lauterborn, R., Demonstrationen aus der Fauna des Oberrheins und seiner Umgebung, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. 1906, p. 265—268, Leipzig 1906.
72. Loman, J.-C.-C., Bijdrage tot de Kennis der Tardigraden-Fauna van Nederland, in: Tijdschr. Nederl. Dierk. Veren., 2. ser., deel 18, Verslagen, Lieferung 1, p. XLV, Leiden 1920.
73. —, Over de Voortplanting der Tardigraden, in: Bijdr. Dierk., Vol. 22 (Feestnummer), p. 43—45, 2 fig., Amsterdam 1922.
74. —, [Bemerkungen über] *Echiniscoides sigismundi*, in: Tijdschr. Nederl. Dierk. Veren., 2. ser., deel 19, Verslagen, Lieferung 1—2, p. XVIII, Leiden 1924.
75. —, Nomenclature zoologique appliquée au petit groupe des Tardigrades, in: Ann. sc. nat. (Zool.), Sér. 10, Vol. 10, p. 151—168, Paris 1927.
76. Marcus, E., Zur Anatomie und Oekologie mariner Tardigraden, in: Zool. Jahrb., Vol. 53, Syst., p. 487—588, Jena 1927.
77. —, Zur Oekologie und Physiologie der Tardigraden, ibid., Vol. 44, Phys., p. 323 bis 370, Jena 1927 [1928].
78. —, Zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Tardigraden, ibid., Vol. 45, Phys. (Festschr. Hesse), p. 99—158, tab. 6—9, Jena 1928.
79. —, Zur Embryologie der Tardigraden, in: Verh. D. Zool. Ges. 1928, p. 134—146, Fig. 1—12, Leipzig 1928.

80. Marcus, E., Zur Embryologie der Tardigraden, in: Zool. Jahrb. Anat., Vol. 50, p. 333—384, textfig. 1—31, Tab. 8, Jena 1929.
81. —, Bärtierchen (Tardigrada), in: Dahl, F., Die Tierwelt Deutschlands usw., Teil 12, VIII, 230 p., 265 fig. Jena 1928.
81a. —, Über die Trockenruhe der Bärtierchen, in: Forsch. u. Fortschr. 5. Jahrg., No. 8, p. 91—92, 2 textfig., Berlin 1929.
82. Menzel, R., Über die mikroskopische Landfauna der schweizerischen Hochalpen usw., in: Arch. Naturgesch., 80. Jahrg., Abtlg. A, Heft 3, p. 1—96, 16 fig., Berlin 1914.
83. Müller, Otho Friedrich, Von den Bärthierchen, in: Fueszly, J. C. [& Herbst, J. F. W.], Archiv zur Insektengeschichte, 6. Heft, p. 25—31, tab. 36, Zürich 1785.
84. Murray, J., The Tardigrada of the Forth Valley in: Ann. scott. nat. hist., 1905, No. 55 (July), p. 160—164, 1 tab., Edinburgh 1905.
85. —, The Tardigrada of the Scottish Lochs, in: Tr. R. Soc. Edinb., Vol. 41, pt. 3, No. 27, p. 677—698, tab. 1—4, Edinburgh 1905.
86. —, Scottish alpine Tardigrada, in: Ann. scott. nat. hist., 1906, No. 57 (January), p. 25—30, tab. 3, Edinburgh 1906.
87. —, The Tardigrada of the Forth Valley (II), in: Ann. scott. nat. hist., 1906, No. 60 (October), pag. 214—217, tab. 5, Edinburgh 1906.
88. —, Scott. nation. antarct. expedit.: Tardigrada of the South Orkneys in: Tr. R. Soc. Edinburgh, Vol. 45, pt. 2, no. 12, p. 323—334, tab. 1—4, Edinburgh 1906.
89. —, The encystment of Macrobiotus, in: The Zoologist, 4. ser., Vol. 11, p. 4—11, 5 fig., London 1907.
90. —, Water-Bears, or Tardigrada, in: Journ. Quekett Microsc. Club, 2. ser., Vol. 10, No. 60, p. 55—70, tab. 7, London 1907.
91. —, Scottish Tardigrada, collected by the Lake Survey, in: Tr. R. Soc. Edinburgh, Vol. 45, pt. 3, No. 24, p. 641—668., tab. 1—4, Edinburgh 1907.
92. —, Some Tardigrada of the Sikkim Himalaya, in: J. R. micr. Soc. 1907 III (June), p. 269—273, tab. 14, London 1907.
93. —, Arctic Tardigrada, Tr. R. Soc. Edinburgh, Vol. 45, pt. 3, No. 25, p. 669—681, tab. 1, 2, Edinburgh 1907.
94. —, Encystment of Tardigrada, ibid., Vol. 45, pt. 4, No. 31, p. 837—854, tab. 1 & 2, Edinburgh 1907.
95. —, Some South African Tardigrada, in: J. R. micr. Soc. 1907, V (October), p. 515 bis 524, tab. 17—18, London 1907.
96. —, Tardigrada, in: Rep. Sc. Invest. Brit. Ant. Exped., 1907—1909 (E. H. Shackleton), Vol. 1, pt. 5, p. 81—185, tab. 14—21, London 1910.
97. —, Water-Bears, or Tardigrada (Suppl. Notes), in: Journ. Quekett Microsc. Club, 2 ser., Vol. 11, No. 68 (April), p. 181—198, tab. 8, London 1911.
98. —, Scottish Tardigrada, a review of our present knowledge, in: Ann. scott. nat. hist., 1911, No. 78 (April), p. 88—95, tab. 1, Edinburgh 1911.
99. —, Arctiscoidea, in: P. R. Irish Acad., Vol. 31, Clare Island Survey, pt. 37, p. 1—16, tab. 1—3, Dublin und London 1911.
100. —, African Tardigrada, in: J. R. micr. Soc. London, 1913, pt. 2, p. 136—144, tab. 6, 7, London 1913.
101. —, Notes on the natural history of Bolivia and Peru, p. 1—45, 17 fig. [Tardigr., p. 28—30, fig. 14, 15] (Scottish oceanogr. laboratory), Edinburgh 1913.
102. Nederström, P., Die bis jetzt aus Finnland bekannten Tardigraden, in: Act. Soc. Faun. Flor. Fenn., Vol. 46, No. 8, p. 1—25, 2 fig., Helsingfors 1919.
103. Nitzsch, Chr. L., *Arctiscon tardigradum*, das Wasserbärchen, in: Ersch's und Gruber's Allgem. Encyclop. d. Wissensch. u. Künste, 5. Theil, p. 166, Leipzig 1820.
104. —, Einige Bemerkungen über die Gattung *Arctiscon* und den *Macrobiotus Hufelandii* als Art derselben, in: Arch. Naturgesch. 1. Jahrg., Vol. 1, Heft 3, p. 374 bis 380, Berlin 1835.

105. Packard, A. S., Discovery of a Tardigrade, in: Americ. Natural., Vol. 7, No. 12, p. 740—741, Textfig. 181, a—c, Salem, Mass. 1873.
106. Perty, M., Die Familie Xenomorphidae, in: Oken's Isis 1834, Heft 12, p. 1241 bis 1246, Leipzig 1834 [1835].
107. —, Über vertikale Verbreitung mikroskopischer Lebensformen, in: Mittlg. naturf. Ges. Bern 1849, No. 146—149, p. 17—45, Bern 1849.
108. —, Mikroskopische Organismen der Alpen und der italienischen Schweiz, in: Mittlg. naturf. Ges. Bern 1849, No. 164—165, p. 153—176, Bern 1849.
109. Plate, L., Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat., p. 487—550, tab. 20—22, Jena 1889.
110. Preyer, W., Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme. Populäre Vorträge. 340 Seiten [Tardigrada, p. 288—291], Berlin 1880.
111. —, Über die Anabiose, in: Biol. Ctrbl., Vol. 11, No. 1, p. 1—5, Leipzig 1891.
112. Rahm, G., Biologische und physiologische Beiträge zur Kenntnis der Moosfauna, Ztschr. allg. Physiol., Vol. 20, Heft 1, p. 1—34, tab. 1, Jena 1921.
112a. —, Einwirkung sehr niederer Temperaturen auf die Moosfauna. Kryo-Biologie, p. 1—14, in: Versl. Vergad. Wis-en Natuurk. Afdeel. 25. IX. 1920, Deel XXIX. Koninkl. Akad. Wetensch. Amsterdam 1921, p. 499—512. Amsterdam 1921 [zitiert nach Sep.-Abdr.]
112b. —, Weitere physiologische Versuche mit niederen Temperaturen. Cryo-Biology, p. 1—3, in: Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam 1922, Proc. Vol. 24, No. 4 & 5, p. 192 bis 194, Amsterdam 1922 [zitiert nach Sep.-Abdr.].
112c. —, Das physiologische Kälteproblem, in: Verh. Deutsch. Zool. Ges., Vol. 27, p. 85—87, Leipzig 1922.
112d. —, Weitere physiologische Versuche mit niederen Temperaturen usw., in: Verh. Deutsch. Zool. Ges., Vol. 29, p. 106—111, Leipzig 1924.
113. —, Gibt es einen Stillstand des Lebens, ohne daß der Tod eintritt ?, in: Die Umschau, Jg. 28, Heft 51, p. 987—992, 3 fig., Frankfurt a. M. 1924.
114. —, Vorläufige Mittlg. über die Anabiose der wasserbewohnenden Tardigraden und Rotatorien, in: Verh. internat. Vereinig. Limnologie, Innsbruck, p. 177—178, 1924.
115. —, Die Cystenbildung bei den wasserbewohnenden Tardigraden, in: Verh. internat. Vereinig. theoret. angew. Limnologie, Vol. 3, Moskau, p. 364—371, 1925.
116. —, Beitrag zur Kenntnis der Moostierwelt der preußischen Rheinlande, in: Arch. Naturgesch., Abt. A., Jg. 90 (1924), Heft 7, p. 153—214, 26 Fig., Berlin 1925 [hierin, p. 154, Literat.-Angaben über die Kälteversuche des Verf.].
117. —, Tardigrada, in: Brohmer, P., Fauna von Deutschland, 3. Aufl., p. 431—434, fig. 672—678, Leipzig 1925.
118. —, Die Trockenstarre (Anabiose) der Moostierwelt, in: Biol. Ctrbl., Vol. 46, Heft 8, p. 452—477, Leipzig 1926.
119. —, Bärtierchen und Moosschweinchen, in Mikrokosmos, 20. Jg., Heft 4, p. 77 bis 83, 5 fig., Stuttgart 1927.
120. —, Die Moosfauna der Berra, in: Bull. Soc. Fribourg. Scienc. Natur., Séance du 19 mai 1927, Vol. 29, p. 1—12 [Seitenz. des Sep.-Ab.], Freiburg-Schweiz 1929.
121. —, Einige für den Kanton Freiburg und die Alpen neu aufgefundene Bärtierchen, in: Bull. Soc. Fribourg. Scienc. Natur., Séance du 15 décembre 1927, Vol. 29, p. 19—20 [Seitenzahlen des Sep.-Abdr.], Freiburg-Schweiz 1929.
122. —, Zur geographischen Verbreitung der Bärtierchen (Tardigraden) in der Schweiz (III. Mittlg.), in: Bull. Soc. Fribourg. Scienc. Natur., Séance du 7 mars 1928, Vol. 29, p. 1—7 ([Seitenzahlen des Sep.-Abdr.], Freiburg-Schweiz 1929.
123. —, Tardigrada, in: Schulze, P., Biolog. d. Tiere Deutschl., Lieferg. 26, Teil 22, p. 1—56, 67 fig., Berlin 1927.

124. Rahm, G., Tardigrada, in: Grimpe, G., Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Lieferung 11, Teil 11b, p. 1—25, 17 fig., Leipzig 1928.
125. —, Bärtierchen, Tardigrada, in: Brohmer, P., Tierwelt Mitteleuropas, Bd. 3, p. II1—II21, Leipzig 1928.
125a. — Neue Versuche zur Lösung der Frage, ob die Lebensäußerungen (Stoffwechselvorgänge) in der Trockenstarre zum Stillstand kommen, ohne daß der Tod eintritt, in: Bull. Soc. Fribourg. Scienc. Natur. Nr. 4, Séance du 20 janvier 1927, Vol. 29, p. 1—6 [Seitenzahlen des Sep.-Abdr.], Freiburg-Schweiz 1929.
125b. —, Alte und neue Versuche zur Lösung der Frage, ob es einen vollständigen Stillstand der Lebensäußerungen der lebenden Substanz gibt, ohne daß der Tod eintritt. in X^e Congr. intern. Zool. (1927), Vol. 1, p. 261—271, Budapest 1929.
126. Reukauf, E., Zur Entwicklungsgeschichte des kleinen Wasserbären (*Macrobiotus macronyx* Duj.), in: Prometheus, 16. Jahrg., 2. Vierteljahrsbd., No. 806, p. 409 bis 411, fig. 412—416, Berlin 1905.
127. —, Ein neuer Wasserbär, Macrobiotus ferdinandi Rk., in: Zool. Anz., Vol. 39, No. 10, p. 352—353, 6 fig., Leipzig 1912.
128. —, Über das Simplexstadium und die Mundwerkzeuge der Macrobioten, ibid., Vol. 39, Heft 11—12, p. 369—372, 4 fig., Leipzig 1912.
129. —, Ein Verderber des Wasserbären Macrobiotus lacustris (Duj.), Macrobiotophthora vimariensis Reuk., in: Ctrbl. Bakteriol., Parasitenkd. u. Infektionskrankh., Vol. 63, Abt. 1, p. 390—393, 10 fig., Jena 1912.
130. —, Bilder zur Lebensgeschichte des Wasserbären Macrobiotus dispar Murray, in: Mikrosk. f. Naturfr., Jg. 2, Heft 11, p. 262—269, 13 fig., Berlin 1924.
131. —, Mikroaquarien, in: Mikrosk. f. Naturfreunde, 3. Jahrg., Heft 10, p. 307—310, [Tardigrada, p. 309, tab. 10, fig. 11], Berlin-Lichterfelde 1925.
132. Richters, F., Beiträge zur Kenntnis der Fauna der Umgegend von Frankfurt a. M., in: Ber. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a. M., 1900, p. 21—44 (Tardigr., p. 40—43, tab. 6, fig. 1—5), tab. 3—6, Frankfurt a. M. 1900.
133. —, Die Tierwelt der Moosrasen [Sitzungsprotokoll], in: Ber. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a. M. 1901, I. Teil, p. 100—103, Frankfurt a. M. 1901.
134. —, Beiträge zur Kenntnis der Fauna der Umgebung von Frankfurt a. M., 1. Forts., in: Ber. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a. M., 1902, p. 3—21, 26 (Seitenzahlen des Sep.-Abdr.), 4 fig., tab. 1—2, Frankfurt a. M. 1902.
135. —, Neue Moosbewohner, ibid., p. 23—26 (Seitenzahlen des Sep.-Abdr.), tab. 1—2, Frankfurt a. M. 1902.
136. —, Nordische Tardigraden, in: Zool. Anz., Vol. 27, No. 5, p. 168—172, 2 fig., Leipzig 1903.
137. —, Vorläufiger Bericht über die antarktische Moosfauna, in: Verhdl. Deutsche Zool. Ges. 1904, p. 236—239, 1904.
138. —, Die Eier der Tardigraden (hierzu eine vorl. Mittlg., in: Verhdl. Deutsch. Zool. Ges. 1903), in: Ber. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a. M., 1904, p. 59—72, tab. 4—5, Franfkurt a. M. 1904.
139. —, Echiniscus conifer, ibid., p. 73—74, tab. 5, fig. 8, Frankfurt a. M. 1904.
140. —, Arktische Tardigraden, in: Fauna arct., Vol. 3, p. 495—508, tab. 15—16, Jena 1904.
141. —, Beitrag zur Verbreitung der Tardigraden im südlichen Skandinavien und an der mecklenburgischen Küste, in: Zool. Anz., Vol. 28, No. 8—9, p. 347—352, Leipzig 1904.
142. —, Isländische Tardigraden, in: Zool. Anz., Vol. 28, No. 10, p. 373—377, Leipzig 1904.
143. —, Der kleine Wasserbär (*Macrobiotus macronyx* Duj.), in Prometheus, 16. Jahrg., 1. Vierteljahrsbd., No. 793, p. 198ff., fig. 175—176, Berlin 1905.
144. —, Wiederbelebungsversuche mit Tardigraden, in: Zool. Anz., Vol. 30, No. 5, p. 125—127, Leipzig 1906.

145. Richters, F., Eier und Eiablage der Bärtierchen (Tardigrada), in: Schr. naturwissensch. Ver. Schleswig-Holstein, Vol. 13, Heft 1, 3. Lieferung (1905), Sitz.-Ber. Jan. bis Nov. 1903, p. 207—208, Kiel 1906 [fehlt im Inh.-Verz. des Bandes].
146. —, Demonstration einiger Tardigraden und Copepoden, in: Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1906, p. 269, Leipzig 1906.
147. —, Zwei neue Echiniscus-Arten, in: Zool. Anz., Vol. 31, No. 7, p. 197—202, 3 fig. Leipzig 1907.
148. —, Die Bärtierchen (Tardigraden), in: Mikrokosmos, Vol. 1, Heft 7, p. 53—57, tab. 1—2, Stuttgart 1908.
149. —, Die Fauna der Moosrasen des Gaussberges usw., in: D. Südp.-Exped. Vol. 9 (Zool. 1. Bd.), Heft 4 (1907), p. 259—302, tab. 16—20, Berlin 1908.
150. —, Beitrag zur Kenntnis der Moosfauna Australiens und der Inseln des Pacifischen Oceans, in: Zool. Jahrb., Vol. 26, Syst., Heft 2, p. 196—213, 4 fig., tab. 17, Jena 1908.
151. —, Marine Tardigraden, in: Zool. Anz., Vol. 33, No. 2—3, p. 77—85, 4 fig., Leipzig 1908.
152. —, Moosfauna-Studien, in: Ber. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a. M. 1908, p. 14—30, tab. 1—2, Frankfurt a. M. 1908.
153. —, Moosbewohner, in: Wiss. Ergebn. Schwed. Südp.-Exped., Vol. 6, Lfg. 2, p. 1 bis 16, tab. 1, Stockholm 1908.
154. —, Tardigraden unter 77° S. Br., in: Zool. Anz., Vol. 34, No. 18—19, p. 604—606, 3 fig., Leipzig 1909.
155. —, Marine Tardigraden, in: Verhdl. Deutsch. Zool. Ges. 1909 (19. Versammlg.), p. 84—94, 11 fig., tab. 3, Leipzig 1909.
156. —, Tardigraden-Studien, in: Ber. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a. M., 1909, p. 28—45, tab. 1—2, Frankfurt a. M. 1909.
157. —, Tardigraden aus den Karpathen, in: Zool. Anz., Vol. 36, No. 1, p. 7—10, 3 fig., Leipzig 1910.
158. —, Südamerikanische Tardigraden, in: Zool. Anz., Vol. 38, p. 273—277, 2 fig., Leipzig 1911.
159. —, Fauna der Moosrasen der Aru- und Keiinseln, in: Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a. M., Vol. 33, p. 373—380, 4 fig. [Tardigrada, p. 378—380], Frankfurt a. M. 1911.
160. —, Moosfauna, in: Koenig, A., Avifauna Spitzbergensis, p. 283—286 [alles Tardigr.], Fig. 1, Bonn 1911.
161. —, Faune des Mousses, Tardigrades, in: Camp. arct. Duc d'Orl. 1907, 20 p., tab. 1 bis 2, Bruxelles 1911.
162. —, Tardigrada, in: Handwörterb. Naturw., Vol. 9, p. 1015—1020, 10 fig., Jena 1913.
163. Richters, F. u. Krumbach, Th., Tardigrada, in: Kükenthal, W. u. Krumbach, Th., Handb. Zool., Vol. 3, p. 1—68, 68 fig., Berlin u. Leipzig 1926.
164. Rywosch, D., Einige Beobachtungen an Tardigraden, in: S.-B. Naturf. Ges., Dorpat 1891, p. 89—92, Dorpat 1892.
165. —, Zur Biologie der Tardigraden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 16, p. 122—123, Leipzig 1896.
166. —, Über das Pigment und die Entstehung desselben bei einigen Tardigraden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 17, p. 753—755, Leipzig 1897.
167. Schaudinn, F., Die Tardigraden, in: Fauna arct., Vol. 22, Lieferung 1, p. 186 bis 195, Jena 1901.
168. Schrank, F. von Paula, Fauna boica, Vol. 3, Abtlg. 1, p. 178, 195—196, Landshut 1803.
169. Schultz, E. u. Singol, A., Einige Beobachtungen und Experimente über Anabiose, in: Biol. Ctrbl., Vol. 34, p. 546—551, Leipzig 1914.
170. Schultze, C. A. S., Macrobiotus hufelandii, animal e crustaceorum classe novum etc., 8 Seiten, 1 tab., Berlin 1834.

171. Schultze, C. A. S., Über *Macrobiotus Hufelandii*, in: Oken's Isis 1834, Heft 6 bis 7, p. 708—710, tab. 12, fig. 1—7, Leipzig 1834.
172. —, Echiniscus bellermanni, animal crustaceum, 8 Seiten, 1 tab., Berlin 1840.
173. —, Echiniscus creplini, animalculum e familia Arctiscoidum etc., 12 Seiten, 1 tab., Greifswald 1861.
174. Schultze, Max, Echiniscus sigismundi, ein Arctiscoide der Nordsee, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol 1, p. 1—9 (Seitenzahlen des Sep.-Abdr.), tab. 26, Bonn 1865.
175. Scourfield, D. J., Contributions to the non-marine Fauna of Spitsbergen, in: Proc. zool. Soc. London 1897, p. 784—792, tab. 45, fig. 1—3 [Tardigrada, p. 790 bis 791, tab. 45, fig. 1—3], London 1897.
176. —, The biological work of the Scottish Lake Survey, in: Intern. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Vol. 1, p. 177—192 [Tardigrada, p. 187—189], Leipzig 1908.
177. Sellnick, M., Beitrag zur Moosfauna der Faröer, in: Zool. Anz., Vol. 33, No. 7—8, p. 208—212, 1 fig., Leipzig 1908.
178. —, Die Tardigraden und Oribatiden der ostpreußischen Moosrasen, in: Schr. physik. ökonom. Ges., 49. Jahrg., Heft 3, 38 p., 4 fig., Königsberg i. Pr. 1908.
179. Senebier, J., Über die vornehmsten mikroskopischen Entdeckungen in den drey Naturreichen. Aus dem Franz. von Joh. Aug. Donndorff. [Das Faulthierchen (le Tardigrade), p. 41], Leipzig 1795.
180. Spallanzani, L., Opuscoli di Fisica animale, e vegetabile, Vol. 2, Il tardigrado etc., in: opusc. 4, sez. sec., p. 222ff., tab. 4, fig. 7, 8, tab. 5, fig. 9, Modena 1776.
181. Steiner, G., Bathyechiniscus tetronyx n. g. n. sp. etc., in: Deutsch. Südp.-Exped., Vol. 18, Zool. X, p. 478—481, 5 fig., Berlin u. Leipzig 1926.
182. Teodoro, G., Sulla presenza del *Macrobiotus ursellus* Müller nelle acque dolci di Padova, in: Bollet. di pesca piscicolt. idrobiol. 2. Jahrg., fasc. 2, 3 p., 1925.
183. Thulin, G., Beiträge zur Kenntnis der Tardigradenfauna Schwedens, in: Ark. Zool., Vol. 7, No. 16, p. 1—60, Stockholm 1911.
184. —, Über die Phylogenie und das System der Tardigraden, in: Hereditas, Vol. 11, p. 207—266, 29 fig., Lund 1928.
185. Urbanowicz, C., Sur la variabilité de Macrobiotus oberhaeuseri, in: Bull. Biol. France Belg., Vol. 59, fasc. 1, p. 124—142, tab. 5 et 6, Paris 1925.
186. v. Wenck, Wanda, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Tardigraden (Macrobiotus lacustris Duj.), in: Zool. Jahrb., Vol. 37, Anat., Heft 4, p. 465—514, tab. 35—38, Jena 1914.
187. Zacharias, O., Können die Rotatorien und Tardigraden nach vollständiger Austrocknung wieder aufleben oder nicht?, in: Biol. Ctrbl., Vol. 6, Heft 8 (1886), p. 230—235, Erlangen 1887.
188. Zschokke, F., Die Tierwelt der Hochgebirgsseen, in: Denkschr. d. schweiz. naturforsch. Ges., Vol. 37, [Tardigrada, p. 191—192, Seitenzahlen des Sep.-Abdr.], Zürich 1900.

XII. Register

Bei den Autorennamen sind nur die Seitenzahlen aus dem Abschnitt „Geschichte der Tardigradenforschung" (vgl. S. 270—290) in das Register aufgenommen worden. Außerdem enthält das Register nur diejenigen Autoren, die überhaupt nicht oder nicht mit der betreffenden Publikation im Literaturverzeichnis (vgl. S. 576) genannt sind.

A

Abfaltung der Coelomsäcke 121.
Abkühlung, plötzliche 197, 234.
Abnorme Eintrocknung 180, 184.
Abortive Eizellen 101.
Absorptionsfähigkeit des Wassers für O_2 181, 237.
Acanthocephalen und Tardigraden 134.
Acarinen und Tardigraden 139.

Acarus ursellus 272.
Achsen des Eies 111.
— des Körpers, Längenverhältnis 2.
Acrophanes schlagintweitii 549.
aculeatus, Echiniscus (s. str.) 336.
—, *Macrobiotus* 403.
Adäquale Furchung 111.
Adulte Stücke, Austrocknungsfähigkeit 186.
Afrika, Forschungsstand 247.
africanus, Echiniscus (s. str.) 338.
After 86, 87.
$AgNO_3$-Probe für NaCl-Beimengung 238.
Aktive Verbreitung 259.
— Verbreitungsmöglichkeiten 223.
Aktives Leben, Dauer 177.
Albuminoid als Cuticularsubstanz 4.
Algen als Tardigradennahrung 225.
— als Wohnpflanzen 230—231.
Alimentäre Eibildung 101.
Alkalische Reaktion im Mitteldarm 146.
allani, Macrobiotus 415.
Allesfresser, Tardigraden keine 226.
Allgemeine Systematik 550—564.
Allmähliche und schnelle Eintrocknung 180.
Alonella-Schale, Eiablage in 162.
alpigenum, Milnesium 548.
Alpine Polster- und Rosettenpflanzen 224, 225.
alpinus, H. (*Diphascon*) 536.
Alter 177.
—, Färbung der Leibeshöhlenflüssigkeit 22.
— und Austrocknungsfähigkeit 186.
— und Placoiden 76, 168, 404.
— und Vasa malpighii-Länge 88.
Ältere und jüngere Arten 256.
Altern der Kolloide 189, 193, 196.
Alters- und Jugendstadien als verschiedene Species 257.
Alterspigmente 18.
altissimus, Echiniscus 385.
Aluminiumfilter bei Röntgenbestrahlung 201.
ambiguus, Macrobiotus 433.
americanus, ? Hypsibius 544.
Amerika, Forschungsstand 247.
Amitose der Speicherzellkerne 46.
Amoeben als Tardigradenfeinde 244.
Amorphe Masse in der Cyste 214.
Amphigonie 109.
ampullaceus, Macrobiotus 434.
Anabiose 178—205, 282.
—, Stoffwechselstillstand 282.
Anabiotischer Zustand 282.
Anaerobiotischer Stoffwechsel 191.
Anale Doppelfalte 13, 87.
— Drüsen 87.
— — als Exkretspeicher 148.
— Nebenganglien 43.
anderssoni, Macrobiotus 453.
Anfeuchten der Tönnchen 182, 183.
angustatus, H. (*Diphascon*) 527.
angusti, Macrobiotus 492.
Anhänge bei den Echiniscen 10.
— des Kopfes, hypothetische Höchstzahl 551.
Animalische Nahrung 144.
annae, Macrobiotus 455.
Anneliden und Tardigraden 134.
Annelidentrochophora, somatische Platte 130.
Annularplatte 7.
annulatus, H. (*Isohypsibius*) 485.
Anpassung an Trockenzeiten 5.
Anpassungen der Extremitätenendigungen 29.
— der Meeresformen 220—222.
Anpressen des Mundes beim Fressen 68.
Ansatzzapfen der Muskeln 4.
Antagonist der Muskulatur 49.
antarcticus, Hypsibius (s. str.) 504.
Antarktischer Kontinent, Fehlen der Echiniscen 246.
— Grundschlamm, Biocoenose 243.
Antenne und Cirrus lateralis 551.
Antiklinen 113.
Antiresurrektionisten und Resurrektionisten 275, 276, 279.
Anus 86, 87.
Apolare Entodermbildung 130.
Apophysen 74.
appelloefi, Macrobiotus 494.
Apstein, C. 272.
Apterygoten 143.
Äquatorebene des Eies 111.
Arachnomorphen und Tardigraden 139.
Archenteron 117.
Archianneliden und Tardigraden 136.
arcticus, Hypsibius (s. str.) 505.
Arctiscidae 546.
Arctiscoidea 291.
Arctiscon tardigradum 272, 546.
arctomys, Echiniscus (s. str.) 316, 388.
arduifrons, H. (*Diphascon*) 532.
Areolation 104.
areolatus, Hypsibius 517.
Arhythmisches Strampeln in Rückenlage 150.

Aride Stellen, Vorkommen von Echiniscen 186.
Arktis, Forschungsstand 247.
Armut der Tropen an Tardigraden 232.
Artbastarde 169.
Artenzahl 291.
Arthropoden und Tardigraden 138.
Arthrotardigrada 292.
Arthrotardigraden und Echiniscoiden 552.
Artnamen, geographische 392, 530.
Artunterschiede in der Austrocknungsfähigkeit 186, 187, 188, 201.
Aschelminthen und Tardigraden 131, 134.
ascensionensis, Macrobiotus 424.
Asien, Forschungsstand 247.
asper, H. (*Isohypsibius*) 487.
Asphyktisch-machen, Methodik 263.
Asphyktischer Zustand 49, 205.
Asphyxie 205—209.
— und Kälteeinwirkung 235.
— kein Schutzzustand 236.
— und Stoffwechsel 208.
astronensis, Macrobiotus 410, 420.
Asymmetrie der Stilette 176.
Atmosphärischer Wassergehalt, Schwankungen 185, 189, 566.
Atmung, intrazelluläre 198.
Aufbewahrung der Moose 262.
Aufhängebänder der Gonaden 91.
—, Entwicklung 125.
Aufhellen 264.
Auflösung der Coelomsackwandzellen 123.
Aufrechterhaltung des Tönnchens durch Entquellung 205.
Augen, Bau 44.
—, Lage 40, 44.
Augenpigment, Färbung 22.
— bei Höhlenformen 258.
augusti, H. (*Isohypsibius*) 492.
Auskriechen aus der Cyste 215.
Auskriechöffnung bei der Häutung 174.
Ausschlüpfen 165.
Ausschüsse der Eier 102, 104.
Ausschwemmbarkeit von Tieren und Gelegen 29, 161.
Außenkralle, Dorn 25.
Außenlappen des Gehirns 36.
Äußere Befruchtung 107.
Aussüßung der *Enteromorpha* 202.
Austernschalen, *Halechiniscus* auf 221.
—, Schlammbiocoenose auf 243.
Austrocknen, Gefährlichkeit des 193.
Austrocknungen, wiederholte 185.
Austrocknungsunfähigkeit von *Batillipes* 201, 202.
— der Wasserformen 201—204, 230.
Autarachnae 289.
Autometamorphose 213.

B

Bäche, Tardigradenvorkommen 266.
Bacilla im Schlundkopf 75, 399.
Bacterien, Schädigungen der Tönnchen 189.
baius, Echiniscus (s. str.) 327.
Bänder der Macrobiotenkralle 30, 31, 61, 159.
Basalkralle 28, 400, 465.
Basal- und Terminalkralle bei *Milnesium* 547, 564.
Basalmembran des Schlundkopfes 75.
Basalpartie der Kralle 27.
Basse, A. 285, 290.
Bastardierungen von Species 169.
Bathyechiniscus 295.
—, Stellung im System 553.
Batillipes 293.
—, Stellung im System 553.
Bauch, reichliche Muskelversorgung 64.
Bauchganglienkette 36.
—, Entwicklung 126.
Bauer, Francis 275.
Baumann, F. 234.
—, H. 271, 283, 285.
Bdelloiden, Anabiose als Stimulation 192.
Befruchtung, äußere und innere 107, 108.
Begattungsorgan 109.
Beinabschnitt, proximaler, mittlerer und distaler 30.
Belegpräparate der Sammelausbeuten 254.
belgicae, H. (*Diphascon*) 528.
bellermanni, Echiniscus 371.
Bellevue, Schule von 280.
Benham, W. B. 136.
Beobachtungskultur 268—270.
Bernard, Claude 282.
Berührungsreize 150, 151.
Beschleunigung des Stoffverbrauchs und der Hysteresis der Kolloide 196.
Besiedelungsdichte in Polsterpflanzen 225.
Besiedelungstempo 261.
Beweglichkeit des Echiniscenpanzers 8.
—, volle, nach Eintrocknung 184, 188.
Bewegung in der Cyste 212.
— der Embryonen im Ei 164, 165.
—, erste, beim Wiedererwachen 183, 188.
—, passive, der Echiniscen-Setae 66.

Bewegungsphysiologie 153—160.
Bezeichnung für die Körperanhänge der Echiniscen 10.
bigranulatus, Echiniscus (s. str.) 316.
Binnendruck 45.
— und Haftlappenbewegung 24.
— und Häutung 173.
—, Streckung des Beines 157.
Biocoenosen 243.
Biologie, Société de 280.
Biologische Unterschiede zwischen Echiniscen und Eutardigraden 223.
Biotop und Extremitätenendigung 29.
— und Unterschiede und Permeabilität der Cuticula 565.
— und Vasa malpighii-Länge 89, 565.
Bipolare Arten 247, 248.
bisetosus, Echiniscus (s. str.) 335.
bispinosus, Pseudechiniscus 390.
biunguis, Echiniscus (s. str.) 383.
Blainville, H. M. D. de 273.
Blastocoel 113.
Blastomeren, Kerne 113.
Blastoporus, Fehlen des 117, 130.
Blastula 113.
Blattcuticula, Stärke bei Futterpflanzen 225, 227.
„Blinde" Tardigraden 45.
blumi, Echiniscus (s. str.) 367.
Boden, Tardigradenvorkommen im 226, 258, 259.
Bolton, H. C. A. 276.
Bombyx, Exuvialflüssigkeit 148.
borealis, Pseudechiniscus 394.
Bory de Saint-Vincent, J. B. M. 275.
Bosc, L. A. G. 273.
Böschungen, Vorkommen an 260.
Bouvier, E.-L. 140.
Brachiopoden, Mesodermbildung 131.
Brackwasser, Vorkommen im 219.
Brandung, Transport durch 262.
Brandungszone, Verfestigung in der 25.
Brants, A. 291.
Brechungsfurchen 111, 113.
breckneri, Macrobiotus 497.
Broca, P. 280, 281.
Brüche der Stilette 176.
Bruchsackartige Ausstülpungen nach Verletzung 175.
„Brucolino" 271.
„Brutpflege" 161, 486.
Bryodelphax 305.
—, Platten 9.
Bryodelphax, Stellung im System 554.
Bryophagen, Tardigraden als 226.
Bryophile und Bryoxene 226.
Buccalapparat 68, 69.
—, Ausstoßung 149.
—, Häutung 171.
von *Hypsibius* (s. str.) *evelinae* 464, 514, 515.
—, Längenverhältnis 557.
— von *Macrobiotus coronifer* 402, 449, 450.
—, Neubildung 81.
Buccale oder rostrale Drüsen 37, 80.
bulbosus, H. (*Isohypsibius*) *papillifer* forma 481.
bullatus, H. (*Diphascon*) 525.
Bütschli, O. 289.

C

caelatus, H. (*Calohypsibius*) *ornatus* forma 470.
calcaratus, Echiniscus (s. str.) 335.
Calohypsibius 467.
—, Stellung im System 563, 564.
canadense, Diphascon 533.
canadensis, Echiniscus (s. str.) 324.
—, *H.* (*Isohypsibius*) 484.
Cardia 85.
Carlzon, C. 288.
Carotine 103, 231.
Carotinoide, Bedeutung nach Anabiose 192.
— bei Echiniscen 21.
Carus, C. G. 277, 282.
Caudalcirrus 13.
Caudale Doppelfalte 13, 87.
caudatus, Batillipes 293.
Centrosomen 98.
Cephalobaeniden 136.
cervicornis, Echiniscus (s. str.) 383.
Chaetonotoiden 45.
Charakteristik der Tardigraden 1.
Cheliceraten und Tardigraden 139.
Chemische Einflüsse, Asphyxie nach 208, 209.
Chemismus des Untergrundes, Bedeutung 236.
chilenensis, H. (*Diphascon*) 538.
Chitin, Fehlen in Cuticula 4.
chitonides, Parechiniscus 303.
Chlorophyll, Lichtabsorption 152.
Chlorophyllfresser, Tardigraden als 226.
Chorion 96, 102, 107, 111.
Chromatinkörnchen der Ganglienzellen 39.

Chromatinmangel der Urkeimzellenkerne 120.
Chromosomen 103.
— der Blastomeren 111.
Chromosomenzahl 98.
Circulation 148.
Circumbuccale Falten 68.
Cirren des Kopfes 11.
Cirrus lateralis, Homologien 551.
Cladocerenschalen, Eiablage in 151, 162.
Claus-Grobben 139, 290.
Clava 11.
Claypole, Agnes, M. 130.
CO_2-Versuche mit Tönnchen 190.
Cocciden 143.
Coecum 83.
—, Bedeutung für Geschlechtsunterscheidung 94.
Coeloblastische Delamination 115.
Coelomodukte 125.
Coelomsäcke 121.
Collembolen und Tardigraden 139.
columinis, Echiniscus (s. str.) 343.
conifer, Pseudechiniscus 392.
conjungens, Hypsibius (s. str.) 513.
convergens, Hypsibius (s. str.) 501.
Copulation 106.
— und Häutung 109.
cornutus, Pseudechiniscus 396.
coronifer, Macrobiotus 449.
—, —, Buccalapparat 402, 449, 450.
Corti, B. 271.
cph = Prozent der Schlundkopflänge 425.
crassidens, Macrobiotus 422.
crassispinosus, Echiniscus (s. str.) 332.
crassus, Echiniscus (s. str.) 370.
crenulatus, Macrobiotus echinogenitus forma 448.
creplini, Echiniscus (s. str.) 350.
—, *? Pseudechiniscus* 390.
cribrosus, Echiniscus (s. str.) *quadrispinosus* forma 352.
crozetensis, H. (*Diphascon*) 529.
Crustaceen und Tardigraden 138.
Cuénot, L. 285, 287, 290.
Cuticula 4.
—, Häutung 173.
—, Permeabilität 565.
—, im Tönnchenstadium 179.
—, Wasseraufnahme im Tönnchenstadium 182.
Cuticulare Anhänge 11.
— Schlundkopfauskleidung 75.
Cuticularer Zapfen, Muskelursprung 66.
Cuticularring der Mundhöhle 67.
Cysten in *Lemna* 151.
Cystenbildung bei Einfrieren 235.
Cystenhülle 212.
Cystenstadium 210.
Cytoplasmabrücken der Speicherzellen 47.

D

Dach des Urdarms, Transversalfalten 122.
Darm, Abgabe von Reservestoffen 48.
Darminhalt bei Anabiose 189.
Darmkanal 67—90.
Darmkrystalle und Länge der Vasa 571—572.
Darmmuskulatur 86.
Dauer des aktiven Lebens 177.
— der Encystierung 215.
— der Trockenruhe 187.
Dauermodifikationen 256.
Dauerpräparate für Determinationszwecke 264.
—, Schwierigkeit guter 254.
Davaine, C. 279.
Defäkation 147.
— vor Encystierung 211, 216.
— bei der Häutung 94, 173, 174.
Delamination, Gastrulation als 115.
Della Valle, P. 288.
Depotwasser 191, 192.
Depressionszustände 177.
„Dessiccation à nu" 206.
Determination, benötigte Vergrößerungen für 264.
—, Größenunterschiede bei 294.
—, Magenfarbe zur 297, 300.
—, Nachprüfung früherer 254.
—, Verwendung der größten Tiere zur 314, 403, 404.
Detritus unter Pflanzen, Bedeutung 225.
Detumescenztrieb 107.
Deuterostomia und Tardigraden 131.
Deutocerebrum 40.
Deutoplasmaeinschlüsse 103.
Dichtigkeit des Mediums, Gebundenheit an 267, 269.
Dicke der Cuticula 5.
Dickschalige Eier, Entwicklungstempo 164.
Difflugien als Tardigradenfeinde 244.
Dinophiliden und Tardigraden 136.
diodon, Macrobiotus 439, 440.
Diphascon 525.
—, Stellung im System 564.

Dipterenmaden und Tardigraden 143.
Direkte Kernteilung in Speicherzellen 46.
Dislokation von *Batillipes* 151.
dispar, Macrobiotus 435.
Distaler Beinabschnitt 30.
Diurodrilus 136.
Divertikel des Mitteldarms 82, 94.
Dobers, E. 21, 192.
Dominanz, Heterozygoten ohne 255.
Doppelfalte, caudale 13, 87.
Dorn der Außenkralle 25.
Dornfalte 30.
Dorno, C. 231.
„Dornröschenschlaf", Anabiose als 207.
Dorsale Anhänge der Echiniscen 10.
— Drüse (Vas malpighii) 88, 570.
— Muskeln, Innervierung 42.
Dorsalintersegmentfurche 6.
Dotterhaut 101.
Doyère, L. 277—281, 286, 288.
Doyère'sche Nervenendhügel 43, 65, 284.
Doyeria simplex 171, 286.
Drüsen, anale 87.
—, buccale oder rostrale 37, 80.
dubius, Macrobiotus 436.
duboisi, Echiniscus (s. str.) 325.
Ductus deferentes 93.
— —, Entwicklung 125.
Dugès, A. 275.
Dujardin, F. 277, 285, 286, 288, 289.
Dujardin, Macrobiotus 497.
dujardini, Hypsibius (s. str.) 489, 497.
—, *Microlyda* 299.
Dünnschalige Eier, Entwicklungstempo 164.
Du Plessis-Gouret, G. 549.
Dutrochet, R. J. H. 273.

E

Echiniscen, Encystierung 217.
Echiniscen- und Eutardigradenkrallen 27, 398, 560.
—, Fehlen auf antarktischem Kontinent 246.
—, Phylogenie der gepanzerten 554.
—, Unangreifbarkeit für Nematoden 244.
—, verminderte Kälteresistenz 234.
Echiniscidae 299.
Echiniscoidea 299.
Echiniscoiden und Arthrotardigraden 552.
Echiniscoides 301.
—, Stellung im System 553.
Echiniscus 304.
—, Panzer 7, 8.
— (sensu stricto) 312.
— — *arctomys*-Gruppe 314.
— — *biunguis*-Gruppe 382.
— — *blumi*-Gruppe 355.
— — *granulatus*-Gruppe 374.
— — *scrofa*-Gruppe 339.
— — *spinulosus*-Gruppe 325.
— —, Stellung im System 554.
— — *spec. 1* 319.
— — *spec. 2* 321.
— — *spec. 3* 324.
— — *spec. 4* 328.
— — *spec. 5* 328.
— *spec. 6* 331.
— (sensu stricto) *spec. 7* 333.
— — *spec. 8* 333.
— — *spec. 9* 336.
— — *spec. 10* 344.
— — *spec. 11* 344.
— — *spec. 12* 345.
— — *spec. 13* 345.
— — *spec. 14* 348.
— — *spec. 15* 348.
— — *spec. 16* 358.
— — *spec. 17* 359.
— — *spec. 18* 359.
— — *spec. 19* 360.
— — *spec. 20* 360.
— — *spec. 21* 361.
— — *spec. 22* 362.
— — *spec. 23* 362.
— — *spec. 24* 362.
— — *spec. 25* 369.
— — *spec. 26* 371.
— — *spec. 27* 374.
— — *spec. 28* 374.
— — *spec. 29* 375.
— — *spec. 30* 376.
— — *spec. 31* 376.
— — *spec. 32* 380.
— — *spec. 33* 381.
— — *spec. 34* 382.
— — *spec. 35* 384.
— — *spec. 36* 384.
— *spec. 37* 386.
— (sensu stricto) *spec. 38* 337.
— — *spec. 39* 338.
—-spec. incertae sedis 385.
echinogenitus, Macrobiotus 446.
Ehrenberg, Chr. G., 274, 286, 289.
ehrenbergi, Macrobiotus 413.

Eiablage 106, 160.
— und Anabiose 192.
— aufgezogener Jungtiere 269.
— halberwachsener Tiere 168, 169.
— bei der Häutung 173.
— bei *H.* (*Isohypsibius*) *annulatus* 486.
—, thigmotaktische 151.
—, Typen 103.
Eiachsen 111.
Eichhorn, J. C. 271.
Eier, Asphyxie 209.
—, Resistenz gegen Austrocknen und Kälte 204, 205.
—, verschiedene Beschaffenheit bei derselben Species 163.
Eierproduktion nach Trockenperioden 21.
Eierzahl, größte 105, 391, 492, 498.
Eifächer 101.
Einbetten und Schneiden 266.
Einfrieren lebenstätiger Tardigraden 233, 234.
Einlagerungen im Schlundkopf bei Jungtieren 168, 404.
Einschlußmittel 265.
Eintrocknung und Körnchenzonen der Epidermis 19, 182.
Eintrocknungsform 178.
Einzelhaltung 268.
Einziehbarkeit der Beinabschnitte 30.
Eisbildung im Körper, Wasserabgabe vor der 236.
„Eischale", Bildung nach Befruchtung 107.
Eischale, Dicke und Entwicklungstempo 164.
Ejakulation des Spermas 107.
Ekdysis in der Cyste 213.
Ektodermale Herkunft der Vasa malpighii 90.
Ektodermzellen 116.
elegans, Echiniscus (s. str.) 317.
Elektrizität, Wirkung 153, 208.
Elimination von Exkreten 148–149, 570–571.
Elodea-Blätter, Cysten in 151, 508.
Embryonen, Lageverschiedenheiten 164, 165.
eminens, Macrobiotus 455.
Emydium 277, 278, 330, 371, 378.
Encystierung 210—217.
Enddarm 86.
Endigungen der Nerven 43.
Endothelzellen des Ovars 102.
Endplatte 7, 387, 388.
Energieverbrauch in der Anabiose 190.
Enterocoelbildung bei Hexapoden und Tardigraden 131.
Enteromorpha, Biocoenose 243.
—, *Echiniscoides* in kurzwüchsiger 221.
—, Kriechen in 150.
Entodermbildung 115.
Entognathen 143.
Entoprocten und Tardigraden 131.
Entquellung zur Aufrechterhaltung der Tönnchenform 205.
Entwicklungstempo 164.
Entziehung von O_2, Verflüssigung der Zellwände 200.
Eoperipatus 140.
Epidermis 13—21.
—, Abstand des Nervensystems 36.
—, Exkretion 148.
Epiphytengewässer, Tardigraden in 225, 259.
Epithelmuskelzellen, Schlundkopfmuskelzellen als 129.
Epithelzellen des Schlundkopfes 77.
— — —, Entwicklung 129.
Epizoische Lebensweise bei *Tetrakentron* 221.
Erfrieren der Zellen 199.
Erhitzung von Tönnchenstadien 194—196.
Erhöhung der Temperatur, Encystierung bei 216.
Erholung der anabiotischen Tiere 192.
v. Erlanger, R., 284.
Ernährung, intrazelluläre 198.
— und Trockenperioden 185, 188.
— und Wachstum 168.
Ernährungszustand, reduzierter für anatomische Untersuchung 206.
— und Vasa malpighii-Länge 88, 569, 570.
Erniedrigung der Temperatur, Encystierung bei 216.
Erstablagen von Jungtieren 169.
Erwachen der Tönnchen 183, 188.
Erwachsene und Jungtiere 166.
— Tiere, Austrocknungsfähigkeit 186.
Europa, Forschungsstand 247.
Euryhygre Arten 203, 204, 230.
— —, Biocoenose 243.
— Formen, Verschwemmung 259.
— und stenohygre Species 229.
Euryphagie der Tardigraden 226.
Eutardigrada 397.
Eutardigraden und Heterotardigraden, Phylogenie 550.
—, Kopfanhänge 11.

Eutardigraden und Heterotardigraden, Krallenbau 563.
—- und Echiniscenkrallen 27, 398, 560.
Eutracheaten und Tardigraden 139, 141.
Evans, R. 140, 142.
evelinae, Hypsibius (s. str.) 514.
—, —, Bau der Mundröhre 464.
exarmatus, Hypechiniscus gladiator forma 312.
Exkrete in den Speicheldrüsen 81, 573.
Exkretion 570.
— durch Darm und Vasa malpighii 89, 572.
Exkretionsorgane und Süßwasservorkommen 218, 565.
Exkretkrystalle 86, 571, 573.
Exkretspeicherung, intrazelluläre 198.
Exotische (nichteuropäische) Species 249, 254.
Exoskelett und Lokomotionsweise 22.
Experimentelle Reizantworten, Bedeutungslosigkeit 150.
Exsiccatorversuche 191, 193.
Extraganglionäre Querverbindungen der Bauchkette 40.
Extremitäten 22—31.
—, Bewegungsweise 156, 157.
—, Entwicklung 127.
Extremitätenendigung 23.
—, Grundtypus 551.
Extremitätenendigungen der Jungtiere 25, 26, 166.
Extremitätenganglien 42.
Extremitätenmuskeln 52, 57, 61, 64.
Exuvialflüssigkeit von *Bombyx* 148.
Exuvien von Insektenbeinen, Eiablage in 151, 162.

F

Facetten der Endplatte 8.
Faeces 147.
Faggioli, F. 279.
Falten der Cuticula 5, 6.
— im Extremitätenstamm 29, 30.
— am Urdarmdach 122.
Farbe des Mitteldarms für Determinationszwecke 297, 300.
Färben 265.
Farbstoffe, Exkretion vitaler 148.
Färbung 21—22.
— als Alterserscheinung 177.
— mit Neutralrot für lebende Tiere 177.
fasciatus, Echiniscus (s. str.) *crassispinosus* forma 333.
Feinde der Tardigraden 244.
ferdinandi, Macrobiotus 438.
„Ferkelkopf" der Echiniscen 555, 556.
Fermente 146.
Fett in Oocyten 101.
Fette als Nahrungsvorrat 146.
Fettkörper, Speicherzellen als 46, 47.
Fettkugeln, freie 48.
Fetttropfen bei *Batillipes* 45.
— im Mitteldarm 85
Feuchtigkeit und Jahrescyklus 240.
Feuchtigkeitsperioden, Verteilung in Norddeutschland 239.
Feuchtlufttiere 217.
Fibrillen im Spermatozoenschwanz 100.
filamentosus, Echiniscus (s. str.) 373.
fischeri, Echiniscus (s. str.) 334.
—, *Pseudechiniscus* 334.
fissispinosus, Echiniscus (s. str.) *quadrispinosus* forma 353.
Fixieren 264, 265.
Flachwasser, Herkunft aus marinem 217, 552.
Flechten als Wohnpflanzen 224, 226.
Fliegenlarven und Tardigraden 143.
„Fliehende Stirn" der Echiniscen 555.
Flüssige Luft, Tönnchen in 197.
Flüssiges Helium, Tönnchen in 197.
Fontana, F. 275.
Forel, F. A. 282.
Form der Eier 105.
— des Tardigradenkörpers 2.
Formolwirkung, Häutung als 170.
Formwechsel, Physiologie des 160—178.
Forschungsgeschichte 270—290.
Fortpflanzung, Physiologie der 160—163.
Fossile Tardigraden, Fehlen 130.
Fraßspuren auf Moos 145.
Freie Eier und Gelege 104.
Freßakt 145.
Fressen, Mundstellung 68.
—, Unmöglichkeit im Simplexstadium 47, 48.
Freundlich, H. 198.
Frost, Encystierung bei 216.
Frühjahr, Entwicklungsmaxima 239.
fuhrmanni, Hypsibius 519.
Fundorte, Aufführen der 294, 295.
Funktionelle Bedingtheit im *Milnesium*-Schlundkopf 80.
Funktionslosigkeit der Munddrüsen, zeitweilige 176.
Furca 71.

furcatus, Macrobiotus 412, 426.
Furchung 111—113.
Furchungsachse 111.
furciger, Macrobiotus 412.
Futterzustand und Vasa malpighii-Länge 89, 569, 570.

G

Gaffron, E. 140.
Gallerte, Schutz vor Austrocknung 187.
Gang als Bewegungsform 153.
Ganglienleiste, Trennung vom Rumpfektoderm 126.
Ganglienzellen 39.
Ganglion pharyngeum inferius und superius 36.
— —, Entwicklung 125, 126.
Gangrhythmus 153ff.
Gastrotrichen und Tardigraden 132.
— und Tardigraden-Eier, Ähnlichkeit 457.
Gastrulation 114.
Gaswechsel 147.
Gavarret, J. 279.
Gebirgsbäche, Tardigradenvorkommen 260.
„Gebrochener" Schlundkopfstab 76.
Gefährdung bei Austrocknung 193.
Gefahren der unbelebten Umwelt, Gegenwirkung 223.
Gefrierpunktserniedrigung 198.
Gegenbaur, C. 289.
Gegenwirkung gegen Umweltsgefahren 223.
Gehirn 36.
—, Entwicklung 125.
Gelege, Ausschwemmbarkeit 161.
—, Festhaften bei Ausschwemmung 29.
— und freie Eier 104.
Generatio spontanea 276, 279.
Generationswechsel 162, 163.
Genitalzellenanlage 120.
Genotypisch verschiedene Phänotypen 256.
Geographische Artnamen 392, 530.
— Rassen 257, 549.
Geologische Untergrundbeschaffenheit 237.
Geotaxis, positive und negative 151.
„Gerade Stirn" der Echiniscen 555.
Gerichtete Reizantwort 153.
Gerinnung der Leibeshöhlenflüssigkeit 46.
Gerinnungstemperatur beim Eiweiß 195.
Gesamtlebensdauer 177.
Geschichte der Tardigradenforschung 270 bis 290.
Geschlechtsmerkmale, primäre 94.
—, sekundäre 109.
Geschlechtsorgane 91—96.
Geschlechtsreife und Wachstum 392.
Geschlechtsunterschiede, Erkennen der 94.
Geschlechtsverhältnisse und Vasa malpighii-Länge 88.
Geschlechtszellen, erstes Auftreten 120.
Geschwindigkeit und Krallenbau 29.
Gezeitenstufe 217, 221.
gibbus, H. (*Isohypsibius*) *tuberculatus* forma 477.
Giftfestigkeit der Tönnchen 200.
Giftwirkung 238, 239.
—, Häutung als 170.
Glacialrelikte 247, 249.
gladiator, Hypechiniscus 311.
Gleichstrom, Wirkung 153.
Glen, Edith, H. 141.
„Globules composés" 49.
„Globules simples" 48.
Glykogen als Nahrungsvorrat 146.
Gmelin, J. F. 272.
Goette, A. 130.
Goeze, J. A. E. 270.
Gonaden 91—96.
—, Entwicklung 124, 125.
Gonodukte, Entwicklung 125.
—, Mündung in Rectum 89.
Gonoporus 95.
—, Rosettenfalten 13.
Gordiiden und Tardigraden 132.
v. Graff, L. 136, 289.
grandis, Macrobiotus 446.
Granula in den Speicheldrüsen 81, 573.
Granulationszonen der Epidermis 18.
granulatus, Echiniscus (s. str.) 378.
—, *Hypsibius* (s. str.) *oberhaeuseri* forma 511, 512.
—, *Macrobiotus* 405.
granulifer, H. (*Isohypsibius*) 488.
Gräser als Wohnpflanzen 224.
Greeff, R. 282, 284, 286, 289.
Grenze der Lebensfähigkeit bei Trockenstarre 186, 188.
„Grève inondable" 229.
Grobben, K. 130.
Größe der Eier 105.
— von Krallendrüse und Extremitätenendigung 31.
— und Polarvorkommen 257.
— der Tardigraden 2, 3.
Größenangaben 294.
Größenunterschiede der Geschlechter 110, 574.

Größte Stücke für Determinationen 314, 403, 404.
Grotten, Vorkommen in 258.
Grundschlamm, *Bathyechiniscus* im antarktischen 221, 222.
—, Biocoenose 243.
Grundseen, Transport durch 220, 262.
guiteli, Halechiniscus 297.

H

H, Tönnchen in flüssigem 197.
—, — in gasförmigem 190.
H_2S, Widerstandsfähigkeit der Tönnchen 190.
Habitusbilder 155—159.
Haeckel, E. 289.
Haftanhänge, cuticulare der Echiniscen 219.
Haftapparate, Eiausschüsse als 104, 160.
Haftlappen bei *Batillipes* 23.
Halberwachsene Tiere, Eiablage 168, 169.
Halbmondförmige Cardiazellen 85.
Halechiniscidae 292.
Halechiniscus 297.
—, Stellung im System 552.
Haltung und Züchtung 267—270.
Haltungskulturen 268—270.
Handlirsch, A. 143.
Haploide Chromosomenzahl 98.
harmsworthi, Macrobiotus 419.
Harnisch, O. 237, 432, 500.
Harnsäure 572.
Harpacticiden, osmotische Anabiose 209.
Hartmann, M. 152.
Hartteile des Buccalapparates, Ausstoßung 149.
hastatus, Hypsibius (s. str.) 507.
Hatschek, B. 130, 136.
Hauptast der Kralle, 26, 27.
Hautmuskelschlauch, Fehlen 49.
Häutung und Elimination von Exkreten 148.
— als Reaktion auf Schädigung 169, 170.
— beim Wachstum 169.
hawaiicus, Bryodelphax intermedius forma 309.
Heider, K. 132, 135, 136, 138, 141, 142.
Heinis, F. 284, 287.
heinisi, Hypsibius (? s. str.) 516.
Helium, Tönnchen in flüssigem 197.
Heliumgas, Tönnchen im 190.
Hemmung des Krallendrüsenwachstums 35.
hemprichii, Hypsibius 521.
Henneke, J. 284, 285.
Herpobdella-Kokons, Tardigraden auf algenbewachsenen 152.
Hertwig, O. & R. 141.
Hertwig, R. 275.
Hesse, R. 139, 218, 228, 232, 237, 239.
Heteronyche Formen, Ausschwemmbarkeit 160, 161, 219.
— und homonyche Krallen 563.
Heteronychie 29.
Heteropole Nebenachse 117.
Heterotardigraden 291.
— und Eutardigraden, Phylogenie 550.
Heterotardigraden, Kopfanhänge 11.
— Körperanhänge 13.
—, Wurzel der 552.
Heterozygoten ohne Dominanz 255.
Hexapoden und Tardigraden 142.
Heymons, R. 136, 138, 142.
hibernicus, Macrobiotus 429.
„Hintere Augen" 44.
Histologie der Muskeln 65.
Histologische Veränderungen bei wiederholter Austrocknung 186.
Histolyse in der Cyste 213.
Histriobdelliden und Tardigraden 136.
Hitze, extreme für Tönnchen 194.
Hitzewirkung auf Cysten 211.
— auf lebenstätige Tardigraden 232—233.
Hnatewytsch, B. 258.
Höber, R. 198.
Hoden 91—96, 574.
Höhlenvorkommen 258.
Holoblastische Eier 111.
Homodactylie 26.
Homologie der Echiniscen und Macrobiotenkralle 27.
— der Muskeln bei *Echiniscoides* und *Batillipes* 57.
Homonyche Formen, Ausschwemmbarkeit 160, 219.
— und heteronyche Krallen 563.
Homonychie 26.
Homozygoten, rezessive 255, 256.
Horizontale Verbreitung 246—257.
Hufeland, Chr. W. 274.
hufelandii, Macrobiotus 439.
hufelandioides, Macrobiotus 417.
Hülle 4.
Humus, Tardigraden in 226, 258, 259.
Humussäuren, Einfluß auf Tardigradenvorkommen 237.

Hunger, Dauer und Folgen 147, 569, 570.
— und Eizahl 105.
— und Häutung 169.
—, Reduktion der epidermoidalen Nahrungsstoffe 20.
—, Speicherzellen bei 47.
Hungertiere, asphyktische für anatomische Untersuchung 206.
Hydrophilus 142.
Hygrometrische Oscillationen 185, 189, 566.
Hygrophile Arten 203, 204, 208, 217, 229, 565.
— —, Biocoenosen 243.
— Tardigraden, Haltung 268.
Hypechiniscus 310.
—, Stellung im System 554.
Hypogastrica, Mesodermbildung 131.
Hypsibien und Macrobioten, systematische Stellung 563.
Hypsibius 462.
—, Stellung im System 563.
— (*Diphascon*) *spec. 1.*
— — *spec. 2* 535.
— — *spec. 3* 536.
— — *spec. 4* 540.
— (*Isohypsibius*)*annulatus*-Gruppe 474, 485.
— — *prosostomus*-Gruppe 474, 482.
— — *tuberculatus*-Gruppe 474, 475.
— (*? Isohypsibius*) *spec. 5* 494.
— (sensu stricto) 497.
— —, Stellung im System 563, 564.
— *spec. 6* 522.
— *spec. 7* 522.
— *spec. 8* 523.
— *spec. 9* 524.
?Hypsibius spec. 10 544.
— — *11* 545.
??Hypsibius spec. 12 546.
Hypsibius spec. 13 524.
— — *14* 525.
Hysteresis der Plasmakolloide 189, 193, 196.

I

„Il Tardigrado" 271.
imberbis, Pseudechiniscus 291, 386, 397.
indicus, H. (*? Isohypsibius*) 496.
Indifferenz gegen Lebensbedingungen in Anabiose 208.
Indicatoren für p_H der Verdauungssekrete 146.
Individuelle Unterschiede der Austrocknungsfähigkeit 188.
Individuelle Zuchten, Notwendigkeit 268.
Induktionswechselstrom, Wirkung 153.
inermis, Echiniscus (s. str.) 383.
Inkonstanz der Krallendrüsenzellen-Zahl 35.
Innenkralle, Nebenhaken 25.
Innenlappen des Gehirns 36.
Innere Befruchtung 108.
Insekten und Tardigraden 142.
—, Vergleich mit Fettkörper der 46.
Insektenbeine, Eiablage in 151, 162.
Insolation als Umweltsfaktor 231.
Intensität des Stoffwechsels, Herabsetzung 181, 205.
intermedius, Bryodelphax 308.
—, *Echiniscus* 306, 308, 309.
—, *Macrobiotus* 416.
interruptus, Macrobiotus 439, 440.
Intersegmentale Furchen 6, 306, 313.
Intersegmentale Partien der Urdarmes 122.
Intersegmentplatte 7, 306, 310, 313, 386 bis 387.
Intrasegmentale Furche 6.
Intrazelluläre Atmung 198.
Invertierte Pigmentbecherocellen 44.
islandicus, Macrobiotus 454, 497.
—, *Pseudechiniscus* 291, 393, 394.
Isohypsibius 474.
—, Stellung im System 563, 564.
Isopole Haupt- und Nebenachsen 112, 113.
Isotrope Blastula 114.
Issel, R. 209.

J

Jahrescyklus 163, 239, 240.
Jodbehandlung der Speicherzellen 47.
Jugend- und Altersstadien als verschiedene Species 257.
Jüngere und ältere Arten 256.
Jungtiere, Aufzucht bis zu eigener Eiablage 269.
— und Erwachsene 166, 167, 314, 404.
—, Krallenzahl 25, 305.
—, Temperaturempfindlichkeit in Anabiose 195.
—, Widerstandsfähigkeit gegen Eintrocknen 186.

K

Käfer, Transport durch 261.
Kälte, extreme für Tönnchen 196—198.
—, Resistenz der Eier gegen 204.
Kälteeinwirkung auf lebenstätige Tardigraden 233.
Kälteempfindlichkeit der Echiniscen 247.

Kälteliebende Tiere, Tardigraden als 232.
Kaufmann, J. 284, 288.
Kaufunktion der Schlundkopfleisten, Fehlen 76.
Kausalität der Encystierung 216.
Keimblätter, primäre 115.
Keimepithel 97, 101.
v. Kennel, J. 140, 141, 142, 289.
kerguelensis, Echiniscus (s. str.) 320.
—, *Pseudechiniscus* 320.
Kerne, Kleinheit in Somazellen 47.
— der Krallendrüsenzellen, Fortsätze 34.
— der Vasa malpighii-Zellen 89.
Kinorhynchen und Tardigraden 133.
Klammerhaken der Hypsibienkralle 28.
Klammereinrichtungen des ♂♂ 109.
Klasse, Tardigraden als 292.
„Klebepunkte" 66, 173.
Klebrige Eier 104, 160, 504, 523.
Kleeblattkerbe 8, 304, 310, 312, 387.
—, Querverbindung 325.
„Kleiner Wasserbär" 270.
Kleinheit der Kerne 47.
Kleinmutationen 255.
Klettern als Bewegungsform 153.
Kloake 86, 87, 95.
Knicken der Munddrüsen 176.
Koagulation der Kolloide 198.
— der Leibeshöhlenflüssigkeit 45.
Kochs, W. 283.
Kolkwitz, R. 237.
Kolloide, „Altern" 189, 193, 196.
—, Koagulation 198.
Komma 76.
Kommissuren der Bauchkette 40.
Komplikationen bei *Milnesium* 564.
Konnektiv zwischen Gehirn und 1. Bauchganglion 39.
Konnektive der Bauchkette 40.
Konstanz der Epidermiszellen-Zahl 17.
Konstitutionswasser 191, 192, 198.
Kontraktile Substanz 65.
Konzentration der Salze und O_2-Gehalt des Wassers 181.
Kopf der Spermatozoen 100.
Kopfanhänge 11, 44.
—, Innervierung 37, 38.
— und Kopfnerven 551.
—, als Tangoreceptoren 150, 151.
Kopfcoelomsäcke 122.
Kopfform 2, 3.
Kopfplatte 7, 304, 386.
Kopfprofil der Echiniscen 555.
Körnchenzonen der Epidermis 18.
— und Falten der Tönnchenform 182.
Körner im Schlundkopf 75, 399.
Körperanhänge der Echiniscen 10.
— der Echiniscen als Haftanhänge 219.
— der Heterotardigraden 13.
Körpercuticula, Häutung 173.
Körperform 2.
Körpergröße 2, 3.
— und Krallenzahl 167.
Körperlänge und Krallendrüsenlänge 33.
— und Länge des Buccalapparates 557.
Korschelt, E. und Heider, K. 138, 141.
Kosmopoliten, 7 Species als echte 249.
Kosmopolitismus 248.
Krallen 25.
—, Bildung beim Embryo 127.
— der Eutardigraden, Auffassung 27, 398, 560.
— — —, Zusammengehörigkeit 563.
— des *Milnesium*-♂ 109, 574.
—, Regulationen 176.
Krallenbänder 30, 31, 61, 159.
Krallendrüsen 31—35.
—, Entwicklung 127.
— der Jungtiere 168.
Krallendrüsenporus 4.
Krallendrüsensekret, Faden 154.
Krallenhaut 27.
Krallenleiste, halbunterständige Lage 552.
Krallenmißbildungen 520.
Krallenrückenleiste 27.
Krallentypen der Hypsibien 465—466.
Krallenzahl und Körpergröße 167.
Krebse und Tardigraden 138.
Kreuzungen von Species 169.
Krumbach, Th. 288, 290.
Krystalle zwischen Cuticula und Epidermis 406.
— im Darm und Länge der Vasa malpighii 571.
— im Mittel- und Enddarm 85, 89.
Kuppel bei *Tetrakentron* 11.
Kuppen von *Tetrakentron* 13, 14.
„Kurze" Vasa malpighii 88, 569.
Kurzwelliges Licht, Wirkung 152.
— —, Wirkung auf Tönnchen 201.
Küstenstrom, Transport durch 262.

L

lacustris, Macrobiotus 489, 497.
Lageverschiedenheiten der Embryonen 164, 165.

Lähmung der Zellen in Asphyxie 208, 209.
Lameere, A. 373, 432, 441, 549.
Lamellen, circumbuccale 68.
Lance, D. 271, 279, 283, 285, 286, 288, 289, 290.
Landtardigraden, Permeabilität der Cuticula 565.
Land- und Wasservorkommen derselben Species 230.
„Lange" Vasa malpighii 88, 568.
Längenangaben 294.
Längsmuskeln, Innervierung 41, 42.
—, splanchnische 86.
Langwelliges Licht, Wirkung 152.
— —, Wirkung auf Tönnchen 201.
Lappenbildung an der Krallendrüse 31.
lapponicus, Echiniscus (s. str.) 341.
Larven, Fehlen von 166.
Last des Körpers, Verteilung der 53.
Latentes Leben 275, 276, 277.
Laterale Anhänge der Echiniscen 10.
Lateralpapillen (Ventrolaterale Pap.) bei *Milnesium* 11—12, 38, 44, 398, 546.
Launenhaftigkeit im Tardigradenvorkommen 255.
Lauterborn, R. 284.
Leben „in actu" und „in potentia" 278.
Lebendbeobachtung 263.
Lebendhaltung 267.
Lebensalter und Austrocknungsfähigkeit 186.
Lebensbegriff Preyer's 282.
Lebensdauer 177.
Lebensfähigkeit, Grenze bei Trockenstarre 186, 189.
Lebensnotwendigkeit der Anabiose 192.
Lebermoose, Tardigraden in 224, 226—227.
Leeuwenhoek, A. de 271, 274.
Legeakt 106.
Lehmann, F. E. 142.
Leibeshöhle 45.
Leibeshöhlenflüssigkeit der Tönnchen 191.
Leidener Flasche, Wirkung der Entladung 153.
Leiste der Zehen 24.
Leisten des Schlundkopfes 75.
Lemna, Cysten in 151, 508.
Leptosynapta, Tetrakentron auf 221.
Lessing, G. E. 270.
Letale Infektionen bei Tardigraden 245.
— Häutung 161, 170.
— Temperaturerhöhung für Tönnchen 194, 195.
Le Tardigrade 497.
Leuchtgashaltige Luft, Widerstandsfähigkeit der Tönnchen 190.
Leuzinger, H. 142.
Levander, K. M. 259.
Levatores ani, Musculi 87, 147.
Licht als Umweltsbedingung 231.
— und Pigment 22, 259.
Lichtreize 151.
Lichtwirkung auf asphyktische Tiere 208.
— auf Tönnchen 200, 201.
Linguatuliden und Tardigraden 136.
Linné, C. v. 272.
Litoral, Herkunft der Tardigraden aus dem 217, 552.
Lokal verbreitete Arten 254, 255.
Lokomotion und Krallenäste 28.
—, Muskeltätigkeit bei der 53.
Lokomotionsweise 153ff.
longispinosus, Echiniscus (s. str.) 377.
Lorch, W. 237.
Lösungen von Giften, Tönnchen in 200.
Lösungswasser 191.
loxophthalmus, Echiniscus (s. str.) 382.
Luft, Tönnchen in flüssiger 197.
—, Tönnchen in leuchtgashaltiger 190.
Luftfüllung der Mundröhre 179.
Luftpumpe, Verwendung zur Herbeiführung der Asphyxie 206.
Lunula 27, 403.
Luteïn 103.
— in Speicherzellen 21, 47.
luteus, Macrobiotus 425.
Lydella 299.

M

Macrobioten und Hypsibien, systematische Stellung 563.
Macrobiotidae 399.
— incertae sedis 540.
Macrobiotophthora vimariensis 245.
Macrobiotus 401.
—, Stellung im System 563.
— *aculeatus*-Gruppe 403.
— *hufelandii*-Gruppe 430.
— *intermedius*-Gruppe 408.
— *spec. 1* 417.
— *spec. 2* 426.
— *spec. 3* 428.
— *spec. 4* 443.
— *spec. 5* 443.
— *spec. 6* 445.
— *spec. 7* 449.

Macrobiotus spec. 8 451.
— *spec. 9* 451.
— *spec. 10* 452.
— *spec. 11* 452.
— *spec. 12* 453.
— *spec. 13* 456.
—-spec. incertae sedis 455.
? Macrobiotus-spec. incertae sedis 456.
— *spec. 14* 457.
— *spec. 15* 457.
— *spec. 16* 457.
— *spec. 17* 458.
— *spec. 18* 458.
— *spec. 19* 458.
— *spec. 20* 459.
— *spec. 21* 459.
— *spec. 22* 459.
— *spec. 23* 460.
— *spec. 24* 460.
— *spec. 25* 460.
— *spec. 26* 460.
— *spec. 27* 461.
— *spec. 28* 461.
— *spec. 29* 461.
— *spec. 30* 462.
Macrodasyoiden und Tardigraden 136.
macronyx, Echiniscus (s. str.) 322.
—, *Macrobiotus* 431, 489.
Macroplacoid 75, 399.
Macula germinativa 103.
Magenzellenfarbe bei Determination 297, 300.
Marine Formen 219—222.
— —, Austrocknungsfähigkeit 201—202.
Marines Litoral, Herkunft der Tardigraden 217, 552.
Marsson, M. 237.
Martini, E. 131, 133.
Maxima der Süßwasserformen 239.
Maximale Streckung toter Tiere 178.
— Wohndichte 241, 242.
Maximalgrößen der Genera 3.
Maximaltemperaturen für Tönnchen 194, 195, 196.
Mechanik der Nahrungsaufnahme 76.
Medialcirren 11.
Mediancirrus 11.
Mediane Vorwölbung (Medianlappen) des Gehirns 37, 42.
Medianebene des Eies 112.
Medium, Bedeutung für Eintrocknung 180.
—, Gebundenheit an Dichtigkeit des 267.
Meeresformen, Austrocknungsfähigkeit 201 bis 202.
Meereshöhe, Einfluß auf Vorkommen 257.
Meeressand, Biocoenose 243.
Meeresströmungen als Transportmittel 261.
Meerwasser, Vorkommen im 219—222.
megalonyx, H. (*Isohypsibius*) 489.
Mehrschichtigkeit des Ektoderms 125, 126.
Meisenheimer, J. 139.
Membran um Sarkoplasma 65.
Membrana vitellina 101, 107.
menzeli, Echiniscus (s. str.) 355.
meridionalis, Echiniscus (s. str.) 365.
—, *Macrobiotus* 422.
merokensis, Echiniscus (s. str.) 363.
mertoni, Hypsibius 520.
Mesenchymatische Muskulatur 46.
Mesenchymzellen, Coelomsackwandzellen als 123.
Mesenteron 82.
Mesodaeum 82.
—, Entwicklung 122.
Mesodermbildung 121.
— bei Protostomiern 131.
Mesosaprobien, Tardigraden als 237.
Messungsmethoden verschiedener Untersucher 4.
Metamerie der Muskelanordnung 64.
Methodik der Speciesunterscheidung 256.
Methylenblau, Asphyxie nach 208, 209.
Methylenblaufärbung 265.
Meyer, A. 133, 134.
Microhypsibius 467.
Microlyda 299.
micronychius, ? ? Hypsibius 543.
Microplacoid 76, 399.
microps, Hypsibius (s. str.) 508.
Mikropyle 111.
Mikrotomtechnik 265—267.
Milben und Tardigraden 139.
militaris, Echiniscus (s. str.) 349.
Milne-Edwards, H. & A. 279.
Milnesium 547.
— Kopfanhänge 11.
—, Männchen 109, 574.
— spec. incertae sedis 549.
—, Stellung im System 561, 564.
Minimaltemperaturen für Tönnchen 196 bis 198.
mirus, Batillipes 293.
Mischrasen von Phanerogamen, Moos und Flechten 225, 226.
Mißbildungen 175, 176.
— an Krallen 520.
Mitosen der Speicherzellen 46.

Mitteldarm 82.
—, alkalische Reaktion 146.
—, Entwicklung 129.
—, Färbung 21.
Mitteldarmfarbe bei Determination 297, 300.
Mitteldarmzellen, Exkretion 149, 150, 572, 573.
Mittelstück der Spermatozoen 100.
Mittlerer Beinabschnitt 30.
Modifikationen 255, 256.
mollis, Oreella 300.
Mollusken und Tardigraden 131.
Monard, A. 432.
montanus, Macrobiotus 423.
Moos als Regulator beim Eintrocknen 185.
—- und Süßwasserformen, Permeabilität der Cuticula 565.
Moose, Aufbewahrung 262.
— als Wohnpflanzen 224, 226—228.
„Moosangel" 262.
Moosblätter, Eiablage zwischen 162.
Moosfeuchtigkeit und Jahrescyclus 240.
Moosformen, Wärmeeinwirkung auf 233.
Moostardigraden, Biocoenose 243.
Moostransport durch Stürme 261.
Morphologie der Anabiose 189.
Mortalität bei Austrocknung 193.
— in flüssiger Luft 198.
Morula, Fehlen der 113.
Motorische Nerven, Endigung 43, 65.
ms = Promille der Körperlänge 425.
Müller, O. F. 272, 289.
Mund- oder Speicheldrüsen 80.
Munddrüsen, Exkretion 148, 149, 573.
— bei der Häutung 171.
— der Jungtiere 168.
—, schwach saure Reaktion 146.
Mundhöhle 67.
Mundhöhlenwand, Entwicklung 127, 128.
Mundöffnung 67.
—, Innervierung 36.
Mundpapille 67.
Mundröhre 68.
—, Bau bei *Hypsibius* (s. str.) *evelinae* 464.
—, Bau bei *Macrobiotus coronifer* 402.
—, Entwicklung 127, 128.
— der Eutardigraden 563.
—, Luftfüllung bei Tönnchenform 179.
Mundröhrenlänge, phylogenetische Bedeutung 557.
Mundrosette 68.
Mundtentakeln von *Synapta*, Biocoenose auf 243.
Mundzipfel bei *Milnesium* 11.
Murray, James 284, 287.
murrayanus, Echiniscus 320.
murrayi, Hypsibius (s. str.) 500.
muscicola, Echiniscus (s. str.) 366.
Musculi levatores ani 87, 147.
Muskelfaser 65.
Muskelinsertion an der Cuticula 4, 66.
— und Körnchenzonen der Epidermis 20.
Muskelkontraktion in Cyste 212.
Muskeln des Buccalapparates 72.
— der Extremitäten, Funktionsweise 156, 157.
— der Stilette, Entwicklung 127.
—, Verkürzung in Tönnchenform 179.
Muskeltopographie und Körnchenzonen 20, 182.
Muskelursprung an Zapfen 4, 66.
Muskelzellen, Entwicklung 123.
— des Schlundkopfes 77.
— — —, Entwicklung 129.
Muskulatur 49.
mutabilis, Echiniscus 388, 389.
Mutationen 255, 256.
Myofibrille 65.
Myologie, deskriptive 52—64.
—, vergleichende 64, 65.
Myriapoden und Tardigraden 140.
—, Transport durch 261.
Myzostomiden und Tardigraden 136.

N

N-haltige Exkretstoffe 572.
N-Versuche mit Tönnchen 190.
Nachtwey, R. 133.
NaCl als Umweltsbedingung 238.
Nährfächer 101.
Nahrung 144.
— und Wachstum 168.
— und wiederholtes Eintrocknen 185.
Nahrungsaufnahme 68, 76.
—, Mechanismus der 145.
— bei *Milnesium* 69.
Nahrungsmangel, Encystierung auslösend 216.
Nährstoffspeicherung durch Epidermis 20.
Nahrungsstoffe im Mitteldarm 85.
Nahrungssuche bei *Batillipes* 221.
Nahrungsvorrat in der Anabiose 189.
Nährzellen im Ovar 101.
Narkose durch O_2-Mangel 209.
Nasse Biotope, Speciesverteilung 218.

Natürliche Umgebung und Sinnesphysiologie 150.
Nebenast der Kralle 27, 398, 465.
Nebenganglien 38, 41.
Nebenhaken der Innenkrallen 25.
Nebenspitzen des Hauptastes 27.
Nederström, P. 288.
Needham, J. T. 275.
Negative Phototaxis 152, 153.
Nematoden und Tardigraden 131, 132.
— als Tardigradenfeinde 244.
— als Tardigradennahrung 144, 244.
Nematomorphen und Tardigraden 132.
Nemertinen und Tardigraden 131.
Neogaea, Forschungsstand 247.
Nerilla 45.
Nerilliden und Tardigraden 136.
Nervenendigungen an Muskeln 43, 65.
Nervensystem 36.
—, Entwicklung 118, 125—126.
Nervenzellen 39.
Neubildung des Buccalapparates 81.
— der Extremitätenendigung 31, 33.
— der Schlundkopfauskleidung 78.
Neukombinationen 255.
Neuropil 39.
Neutralrotfärbung zur Markierung lebender Tiere 242, 265.
Niederschlagsverteilung und Periodizität im Auftreten 239.
Nipptiden 202.
Nitzsch, Chr. L. 273, 277.
nodosus, H. (Isohypsibius) 478.
Nomina conservanda, *Milnesium* unter den 546.
Norddeutschland, Feuchtigkeitsperioden 239.
Normale Lebenserscheinungen und experimentelle Reizantworten 150.
Notwendigkeit der Anabiose 192.
novaezeelandiae, Pseudechiniscus 391.
Nucleolen der Epidermiszellen 18.
— der Ganglienzellen 39.
Nutrimentäre Eibildung 101.

O

O_2-Abnahme und Anabiose 181.
O_2-Bedürfnis 148, 151, 152.
O_2-Entziehung und Erhöhung der Quellbarkeit 200.
O_2-Mangel in der Anabiose 190.
—, angeblicher Verlust der Quellbarkeit 209.
O-Mangel im Wasser 205.
O_2, Notwendigkeit für das Wiedererwachen 191, 200, 209.
O_2-Reichtum des Uferstreifens 229.
O_2, Stimulation von Tönnchen durch 199.
Oberfläche und Respirationsorgane 143.
—, Verkleinerung bei Eintrocknung 178.
—, — bei der Häutung 173.
—, — bei Tönnchenform 181, 205.
Oberflächenvergrößerung bei *Tetrakentron* 4, 221.
Oberschlundganglion, Entwicklung 125.
Oberhaeuser, Macrobiotus 510.
oberhaeuseri, Hypsibius (s. str.) 510.
occidentalis, Macrobiotus 405.
oculatus, H. (Diphascon) 534.
Oesophagus 80.
—, Entwicklung 127, 128.
oihonnae, Echiniscus (s. str.) 339.
Ökologisch bedingte Dicke der Cuticula 5, 565.
Ökologische Unterschiede und Unterschiede in der Austrocknungsfähigkeit 204, 566.
— — zwischen Echiniscen und Eutardigraden 223.
— Valenz 217.
Ölschicht zum Herbeiführen der Asphyxie 206.
ommatophorus, H (Diphascon) scoticus forma 531.
Onychophoren und Tardigraden 139.
Oocyten 101.
Oogenese 100.
Optische Erreichbarkeit im Moos 242, 267.
— —, Schädigung durch 267.
— Wirkung der Echiniscenskulptur 307.
Orale Zipfel bei *Milnesium* 69.
orcadensis, Macrobiotus 414.
Orchesella 139.
Oreella 293, 300.
—, Stellung im System 552, 553.
— *spec. 1* 301.
Organe, Lage in Tönnchenform 179, 183.
Orientierung des Eies 113.
ornatus, H. (Calohypsibius) 467.
Oscillation, hygrometrische 185, 189, 566.
Osmiumsäure 45, 65, 103.
Osmotische Anabiose 209.
Osmotischer Druck und Quellungsdruck 198.
Osmotisches Gleichgewicht bei Eiern 209.
Ovar 91—96.
Ovarendothel 102.
Ovidukt 94.
—, Entwicklung 125.

P

Paarigkeit der Gonaden 91.
pallidus, Hypsibius (s. str.) 510.
Pantopoden und Tardigraden 139.
Panzer der Echiniscen 6—10, 304—306, 310, 313, 386—388.
— — —, phylogenetische Bedeutung 554.
Papilio-Raupe 66.
Papilla cephalica 12.
Papille der Mundöffnung 67.
papillifer, H. (*Isohypsibius*) 480.
paraguayensis, Hypsibius 521.
Parasiten der Tardigraden 245.
Paratangentiale Teilungsebenen 114.
Parechiniscus 303.
—, Plattensystem 6.
—, Stellung im System 554.
Parergodrilus 133.
Parthenogenesis 109, 163.
Partielle Histolyse in der Cyste 214.
parvulus, Bryodelphax 306.
Passive Bewegung der Echiniscen-Setae 66.
— Verbreitung 256, 259—262.
— — durch Grundseen 220, 262.
— — in das Süßwasser 219.
Pathogene Parasiten der Tardigraden 245.
Pathologische Eiablage 104, 161.
— Störung des Wasserregulationsvermögens 208.
Pauropoden 143.
Pejus-Gebiete 228, 238.
Pentastomiden und Tardigraden 137.
perarmatus, Echiniscus (s. str.) 329.
Periklinen 113.
Periodizität im Auftreten der ♂♂ 163.
—, Fehlen bei Moosformen 232, 240.
Peripatopsis 140.
Peripatus 140, 142.
Periphere Nerven 41.
Peritrophische Membran 147.
Permeabilität der Cuticula 200, 219, 565.
Perty, M. 276, 286, 289.
Perzeption von Wasserbewegung 151.
Peters, W. C. H., Carus, J. V. & Gerstaecker, C. E. A. 289.
Pflanzliche Nahrung 144.
Pflüger, E. F. W. 282.
P_H in den Darmabschnitten 146.
Phanerogamenpolster als Wohnraum 224, 225.
Phänologie 239—241.
— der Nahrungsalgen 163.
Phänotypen 256.
Pharynx 69.
Phasendifferenz bei der Furchung 113.
Phobische Reaktion 150.
Phototaxis 151, 152.
Phycomyceten als Tardigradenparasiten 246.
Phylogenie des Echiniscenpanzers 9, 554 bis 555.
Physiologische Species 230.
— Unterschiede zwischen Echiniscen und Eutardigraden 223.
Pigmente als Alterserscheinung 18.
Pigment der Augen 22.
— — —, Farbe 45.
—, Fehlen in Muskeln 65.
— und Licht 22, 231, 259.
Pigmentbecherocellen 44.
Pigmentierung und Lichteinwirkung 231.
Pilzinfektionen bei Tardigraden 245, 246.
Placoiden 75, 399, 402.
— der Jungtiere 168.
— mit Randleisten verglichen 399, 562.
Plate, L. 40, 143, 282, 284, 286, 288, 289.
Platyhelminthen und Tardigraden 131.
Planktonisch lebende Arten in Algenfilzen 231.
Plasmakolloide, Hysteresis 189, 193, 196.
Plasticität der Speciescharaktere 169.
Plessis-Gouret, G. du 259, 549.
Pleurogastrica und Tardigraden 131.
Plotnikow, W. 148.
Plötzliche Abkühlung 197, 234.
— Kälteeinwirkung, Resistenz der Eier 204.
Podiale Terminalorgane 23.
Podiales Terminalorgan, Grundtypus 551.
Polares Vorkommen und Größe 257.
polaris, Macrobiotus 410.
Polsterpflanzen als Wohnpflanzen 225.
Polychaeten und Tardigraden 135.
polychaetus, H. (? Calohypsibius) 473.
polyopus, Macrobiotus 444.
Polyspermie 109.
Populationen, Durchschnittsgröße 4.
—, Zählung typischer Stücke 256.
Poren der Cuticula 4, 179.
Porus der Krallendrüse 31.
Postreduktionsteilung 110.
Potentielles Leben 275, 276.
Pouchet, F. A. 276, 279, 280.
Power, H. 271.
Präcerebrale Rostralganglien 36.

Preyer, W. 271, 282.
Priapuliden und Tardigraden 134.
Primäre Delamination 115.
— Eiachse 111.
— Entodermzellen 115.
— Geschlechtscharaktere 94.
Primärtentakel und Cirrus lateralis 551.
Proben, Bewertung des Tardigradenreichtums 240.
Proctodaeum 86.
—, Entwicklung 117.
Produktionsorte der Verdauungssekrete 146.
Profil des Kopfes 2, 3.
— — — der Echiniscen 555.
Propagatorische und somatische Zellen, Sonderung 120.
prorsirostris, H. (*Diphascon*) 532.
prosostomus, H. (*Isohypsibius*) 483.
Prospektive Bedeutung der Darmfalten 122.
Protocerebrum 40.
Protostomia, Tardigraden als 130.
Prototardigrada 292.
Protracheaten und Tardigraden 139.
Proturen und Tardigraden 143.
Proximaler Beinabschnitt 30.
Pseudarachnae 289.
Pseudechiniscus 386.
—, Panzer 9.
—, Stellung im System 554.
— *spec. 1* 391.
— *spec. 2* 395.
— *spec. 3* 396.
Pseudosegmentplatte 9.
Pteridophyten als Wohnpflanzen 224.
pulcher, Pseudechiniscus 390.
pullari, Macrobiotus 437.
Punktsubstanz 39.
Purkinje, J. E. 276.
pusae, Echiniscus (s. str.) 331.
Pütter, A. 191, 198.

Q

quadrifidum, Milnesium tardigradum forma 548, 549.
quadrispinosus, Echiniscus (s. str.) 351.
Quarzquecksilberlampe, Bestrahlung mit 152.
Quellbarkeit, angebliche Unterdrückung durch O_2-Mangel 209.
— der Cuticula 4.
—, Erhöhung durch vorangehende O_2-Entziehung 200.
Quellbarkeit des Plasmas, Störung 187.
Quellung der alten Cuticula 173.
— nach dem Ausschlüpfen 165.
— der Gewebe, verschieden schnelle 183.
— von Meerestardigraden in Süßwasser 209.
— der Speicherzellen in der Cyste 215.
—, zu starke als Zeichen der Schädigung 207.
— der Tönnchen in Wasser 182.
— toter Tiere 178.
Quellungsdruck 198.
Quellungsstarre, asphyktische 216.
Quellungswasser 191, 192, 198.
Querfalten der Tönnchenform 178.
—, ventrale beim Embryo 118.
Querverbindungen der Bauchkette 40.
Querverbindung der Kleeblattkerbe 325.
Quetschversuch, Nachweis von Wasser in Tönnchen 191.

R

Radium, Wirkung auf Tönnchen 201.
Rahm, G. 283, 284, 288.
Randleisten des Schlundkopfes 75.
— und Placoiden 562.
Rassen, geographische 257, 549.
recamieri, H. (*Diphascon*) 535.
Receptaculum seminis 94, 95.
— — beim Jungtier 125.
Rectalauskleidung, Häutung 175.
Rectum 86.
Reduktion der Kopfanhänge innerhalb des Stammbaums 559—560.
Reduktionen bei *Milnesium* 564.
Reduktionsmodus 110.
Regen als Transportmittel 259, 260.
Regeneration der Speicherzellen 175.
Regenerationsunfähigkeit 175.
Regional beschränkte Verbreitung 254.
Regulationen von Krallen 176.
Regulator beim Eintrocknen, Medium als 185.
Regulierung des Wasserhaushaltes 193.
Reifeteilungen der Spermatocyten 98.
Reisinger, E. 133.
Remane, A. 132, 136, 220, 243, 286.
Reservestoffe in der Anabiose 188, 189.
—, Carotinoide als 21.
Reservestoffanhäufungen, freie 48.
Reservestoffträger, Speicherzellen als 47.
Resistenz der Eier gegen Kälte 204.
Resorption 146.

Resorption von Eiern bei Hunger 105.
— der Richtungskörper 111—112.
Respiration 147.
Resurrectionisten und Antiresurrectionisten 275, 276, 279.
reticulatus, Echiniscus (s. str.) 318.
Reukauf, E. 284.
reymondi, Echiniscus (s. str.) 326.
Rezeptionsorgane 44.
Rezessive Homozygoten 255, 256.
Rhabditis, Speicheldrüsen 131.
Rheotaxis 233.
Rhizopoden, Begünstigung durch Humus 226.
Rhizopoden als Tardigradenfeinde 226, 244.
Richard, J. 432.
Richters, F. 285, 287, 288, 290.
richtersii, Macrobiotus 408.
Richtungskörper 111.
Richtungsspindel der Oocyte 103.
Riesenspermatozoen 100.
Ringe der Mundhöhlenwand 68.
Ringmuskulatur, Fehlen 49.
rollei, Macrobiotus 407.
Röntgenstrahlen, Wirkung 153.
—, — auf Tönnchen 201.
Rosette, circumbuccale 68.
— am Gonoporus 13, 95.
Rosettenpflanzen, Tardigraden in 225.
Rostrale Drüsen 37, 80.
Rostralganglien 37, 81.
Rostralpapillen von *Milnesium* 11, 37, 44, 69, 398, 546.
Rotatorien und Tardigraden 133.
— als Tardigradennahrung 144, 244.
Rouen, Schule von 280.
rubens, Macrobiotus 442.
Rückenlage, Reaktionen in 150, 151.
Rückwärtslaufen 153, 158.
Rudimentäres 5. Rumpfsegment 7.
rugospinosus, Echiniscus (s. str.) 348.
„Ruheperiode", Encystierung als 211.
Ruhestadien, passive Verbreitung 260.
Rumpfcoelomsäcke 122.
Rumpfektoderm, Wachstum 117.
Rumpfplatten 7, 8.
Ruß, Bedeutung für Tardigradenvorkommen 238.

S

Sabella 135.
Sackgonade 91.
Salz als Umweltsfaktor 238.
Salzwasser, Transport durch 261.
Sammeln von Tardigraden 262.
samoanus, Hypsibius (s. str.) 503.
Sand, Anpassungen an 220.
— des Meeres, Biocoenose 243.
— als Regulator beim Eintrocknen 185.
Sandformen, Tiefergehen bei stürmischem Wetter 151, 220, 259.
Saprolegniaceen als Tardigradenparasiten 246.
Sarkoplasma 65.
Sarkoplasmaansammlungen, Nervenendigungen 43.
sattleri, H. (*Isohypsibius*) 479.
Sauerstoff, Notwendigkeit für das Wiedererwachen 191, 200, 209.
—, Stimulation trockenstarrer Tiere 199.
Sauerstoffbedürfnis 148, 151, 152.
Sauerstoffentziehung und Verflüssigung der Zellwände 200.
— im Wasser 205.
Sauerstoffmangel in der Anabiose 190.
Sauerstoffreichtum des Uferstreifens 229.
Sauerstoffverminderung und Tönnchenform 181.
Saugakt 68, 76.
Saure Reaktion im Vorderdarm 146.
Säuren im Gewebe bei O_2-Mangel 209.
scabrosus, H. (*Calohypsibius*) 471.
Schädigung, Asphyxie als Zeichen 206.
—, Häutung als Reaktion auf 169, 170.
Schalendicke der Eier und Entwicklungstempo 164.
Schaltplatten 7, 8, 304, 386.
Schaudinn, F. 288.
schaudinni, H. (*Isohypsibius*) 482.
Scheidenhalter 70.
— der Eutardigraden 563.
Schema des Ganges 154, 155.
Schizocoel 118.
schlagintweitii, Acrophanes 549.
Schlamm auf Austernschalen, *Halechiniscus* in 221.
—, Biocoenosen 243.
Schleim als Munddrüsenexkret 149.
Schlundkommissuren (-ring) 39, Entwicklung 126.
Schlundkopf 74.
—, Entwicklung 127, 129.
— der Jungtiere 168.
Schlundpforte 119, 122, 131.
Schlundring 39, 126.
Schlundröhre 72.

Schlundröhre, Länge bei Jungtieren 168.
Schnecken, Transport durch 261.
Schneidetechnik 265—267.
Schnelle und allmähliche Eintrocknung 180.
Schnelligkeit der Bewegung 154, 158, 159, 160.
Schrank, F. von Paula 272.
Schulen von Bellevue und Rouen 280.
Schulterplatte 7, 304, 386.
Schultz, E. & Singol, A. 283.
Schultze, C. A. S. 273, 286, 288, 289.
Schultze, Max 285.
schultzei, Macrobiotus 410, 439, 441.
Schulze, P. 66, 134, 137.
Schutz, Anabiose als 193.
„Schutzzustand", Asphyxie kein 236.
Schwanz der Spermatozoen 100.
Schwefelsäure im Ruß, Faunenverarmung durch 238.
Schwimmen als Bewegungsform 153.
scoticus, H. (*Diphascon*) 529.
scrofa, Echiniscus (s. str.) 353.
Sebekia 137.
Sedgwick, A. 140, 142.
Segmentfurche 6.
Segmentplatte 8.
„Sehnen" der Krallen 30, 31, 61, 159.
Sehzelle 45.
Sekret der Epidermiszellen als Austrocknungsschutz 187.
— der Krallendrüse 31.
Sekrete in den Speicheldrüsen 81.
Sekretfaden, Nachschleppen an 154.
Sekretion der Cuticula durch die Epidermis 17.
— der Kralle durch die Krallendrüse 34, 35.
Sekretionstätigkeit der Speicheldrüsenzellen 81, 573.
Sekundäre Eihülle 102.
— Geschlechtsmerkmale 109, 574.
— Wassertiere 218.
Selektionswert phänotypischer Unterschiede 256.
Sellnick, M. 288, 290.
„Seltene" Arten 254, 255.
Seltenheit der ♂♂ 109, 163.
Senebier, J. 272.
Senilitätserscheinungen 177.
Sensible Nervenendigungen 44.
septentrionalis, H. (*Isohypsibius*) 476.
Septula 77, 399.
Seta, Hochheben an 151.
Setae der Echiniscen, passive Bewegung 66.
Sexratio 163.
Sexualcharaktere, primäre 94.
—, sekundäre 109.
Siegelringform der Speicherzellen in der Cyste 215.
siegristi, Echiniscus (s. str.) 373.
sigismundi, Echiniscoides 302.
simba, Echiniscus (s. str.) 346.
similis, Echiniscus (s. str.) 385.
simplex, Doyeria 171, 286.
Simplexstadium 35, 47, 171.
—, Aufzehren von Nährstoffen 89.
— und Cystenbildung 211.
—, Mundröhrenbildung 78.
Singol, A. s. Schultz, E.
Sinnesorgane 43.
Sinneskuppen von *Tetrakentron* 44.
Sinnesphysiologie 150—153.
Skorpione und Tardigraden 139.
Skulptur der Cuticula 5.
— der Echiniscen, optische Wirkung 307.
SO_2-Versuche mit Tönnchen 190.
Société de Biologie 280.
Somatische Platte der Trochophora 130.
— und propagatorische Zellen, Sonderung 120.
Somatapleura 46.
Somazellen, Kleinheit der Kerne 47.
Sommer, Trockenperioden für Moosformen 239.
„Sommer"- und „Winter"-Eier 163.
Sonnenbestrahlung, Wirkung 152, 231.
—, — auf Tönnchen 201.
Spallanzani, L. 271.
Spallanzanii, Macrobiotus 511.
Spandl, H. 259.
Specielle Systematik 291—550.
Species, verschiedene Austrocknungsfähigkeit 186, 187, 188, 201—204.
—, Zahl der 291.
Speciesbestimmung, Verwendung der größten Tiere zur 403, 404.
Speciesbildung 255.
Speciescharaktere, Eiausschüsse als 104.
—, Schlundkopfstäbe als 75.
Speciesnamen, geographische 392, 530.
Speciesunterscheidung bei Echiniscen 11.
—, Methodik 256.
Speciesunterschiede und Alter 169.
Specifische Nervenfärbung, Fehlen 39, 40, 45.
spectabilis, Macrobiotus 430.
Speichel- oder Munddrüsen 80.

Speicheldrüsen, Entwicklung 127, 128.
—, Exkretion 148, 149, 573.
— bei der Häutung 171.
— der Jungtiere 168.
—, schwach saure Reaktion 146.
Speicherung von Exkreten in Epidermis 18.
— von Nährstoffen in Epidermis 20.
Speicherzellen 46.
— in der Anabiose 189.
—, Aufquellung in Cysten 215.
—, Entwicklung 123.
—, Färbung 21.
Spektrum, Wirkung bestimmter Teile 152.
—, — der einzelnen Teile auf Tönnchen 201.
Spermatiden 97—99.
Spermatocyten 97.
Spermatogonien 97.
Spermatozoen 94, 100.
— im Ovar 108.
Spermakern 110.
Spermien, Ejaculation in alte Cuticula 107.
Spermiogenese 97.
Sphagnophile Species 229.
spiculifer, Echiniscus (s. str.) 315.
spinifer, H. (*Calohypsibius*) *ornatus* forma 467.
spiniger, Echiniscus (s. str.) 331.
—, *H.* (*Calohypsibius*) *ornatus* forma 467.
spinosissimus, H. (*Calohypsibius*) *ornatus* forma 469.
spinuloides, Echiniscus (s. str.) 357.
spinulosus, Echinuscus (s. str.) 330.
Spinnen und Tardigraden 139.
spitzbergensis, Echiniscus (s. str.) 356.
—, *H.* (*Diphascon*) 526.
—, *Macrobiotus* 527.
Spitzenstück der Spermatozoen 100.
Splanchnisches Blatt der 4. Rumpfcoelomsäcke, Urkeimzellen 123.
Splanchnische Muskulatur 46, 86.
— —, Funktion 147.
Splanchnopleura 46.
Sporadisches Vorkommen 255.
Sporozoen als Tardigradenparasiten 245.
Stäbe im Schlundkopf 75.
Stamm der Extremität 29.
Stammbaum der Tardigraden 558.
Stammesmuskulatur 52, 54, 60, 61.
Standortsbedingungen der Moose 227 bis 228.
stappersi, H. (*Diphascon*) 538.
Stärke als Nahrungsvorrat 146.
Staub, Bedeutung für Tardigradenvorkommen 238.
Steighaken 29, 547.
Steiner, G. 133, 234, 286.
Steinmann, P. 260.
Stelechopoden 289.
—, Tardigraden als 136.
Stellung der Tardigraden im System 130 bis 144.
Stelzen der Echiniscen 22, 157.
Stenoeke Species 223.
Stenohygre Arten 203, 204, 217, 229.
— —, Biocoenosen 243.
— und euryhygre Species 229.
— Formen, Haltung 268.
— —, Phänologie 239, 241.
stenostomus, H. (*Isohypsibius*) 494.
Stenotherm kälteliebende Tiere, Tardigraden als 232.
Sterroblastula 114.
Sterrogastrula 117.
Stickstoffversuche 190.
Stilette 71.
—, Entwicklung 127, 128.
Stilettbrüche 176.
Stilettmuskeln 71, 72.
—, Entwicklung 128.
Stilettmuskulatur, Innervierung 38.
Stilettscheiden 68.
Stiletträger 72.
—, phylogenetische Bedeutung 557—558.
Stillstand des Stoffwechsels 189, 193, 198, 199.
Stimulation durch Anabiose 192.
— durch O_2 199.
„Stirn" der Echiniscen 555.
—, gerade und fliehende 3.
Stoffwechsel und Anabiose 188, 193, 198, 199.
— in der Asphyxie 208.
—, Herabsetzung der Intensität 181, 205.
Stoffwechselphysiologie 144—150.
Stoffwechselschlacken 148.
—, Speicherung in Epidermis 18.
Stoffwechselstillstand in der Anabiose 282.
Stomodaeum 67.
— ,Entwicklung 119.
—, Häutung der Hartteile 171.
Strandvertriftung, Transport durch 262.
Strecken bei der Fixierung 264.
Streckmuskeln, Fehlen 49.
Strepsipteren 143.
Strindberg, H. 142.
Strömungen, Transport durch 261.
Strömungsreize, Reaktionen auf 151.

Stürme, Moostransport durch 261.
Stürmisches Wetter, Tiefergehen der Sandformen 151, 220, 259.
stygium, Milnesium 549.
Sub mortem, Verfärbung 177, 178.
Substrat, Verfestigung mit dem 29, 222.
Subterminale Mundöffnung 67.
Suchen der Nahrung bei *Batillipes* 221.
Südamerika, Forschungsstand 247.
Sudan III 45.
—, Färbung der Speicherzellen mit 189.
suecicus, Echiniscus merokensis forma 342.
suillus, Pseudechiniscus 388.
Supraoesophagealganglion 36.
Süßwasser- und Landvorkommen derselben Species 230.
—, Meerestardigraden in 209.
—, Verschwemmung in das 259, 260.
Süßwasserformen, Austrocknungsfähigkeit 203, 204, 230.
—, Biocoenosen 243.
—, Phänologie 239, 241.
—, Wärmeeinwirkung auf 233.
Süßwassertardigraden 203, 204, 208, 218, 229.
—, Haltung 268.
—, Permeabilität der Cuticula 565.
sylvanus, Echiniscus (s. str.) 323.
Synapsisstadium 103.
Synapta, Tetrakentron auf 221.
synaptae, Tetrakentron 296.
Synonymie der Zahlenbezeichnungen der Species 331.
Systematik, allgemeine 550—564.
—, specielle 291—550.
Systoliden 277, 278, 289.

T

Tangoreceptoren 150.
Tardigrade, Le 497.
Tardigraden als Tardigraden-Nahrung 144.
„Tardigrado" 271.
tardigradum, Milnesium 547.
Taschen des Schlundkopfes 74, 75.
Taschenstadium der Krallendrüse 35, 66.
Teleskopartige Einziehbarkeit der Beinabschnitte 30.
Teloblastische Mesodermstreifbildung 131.
Tempo der Besiedelung 261.
— der Entwicklung 164.
— des Häutungsvorganges 171.
— der Lokomotion und Krallenbau 29.
Tempo der Verdauung 146, 147.
— des Wiedererwachens 184.
Temperatur und Bewegung 154.
— und Encystierung 216.
— und Entwicklungstempo 164.
— und O_2-Absorptionsfähigkeit des Wassers 181.
— als Umweltsbedingung 231—236.
Temperaturerhöhung, Cysten bei 211.
Temperaturextreme für Tönnchen 194 bis 198.
Tentaculaten und Tardigraden 131.
tenuis, Echiniscus (s. str.) 314.
—, *H.* (*Diphascon*) 537.
Terebella 135.
Terminal- und Basalkralle bei *Milnesium* 547, 564.
Terminalkralle 28, 400, 465.
Terrestrische Lebensweise 217.
tessellatus, Echiniscus (s. str.) 314.
testudo, Echiniscus (s. str.) 371.
tetradactyloides, H. (*Isohypsibius*) 491.
tetradactylus, Hypsibius 483.
—, *? Hypsibius* 542.
—, *Macrobiotus* 497.
Tetraden 103.
Tetrakentron 296.
—, Stellung im System 553.
tetrodon, Macrobiotus 410, 420, 421.
tetronyx, Bathyechiniscus 295.
—, *Hypsibius* 519.
Thermische Einflüsse, Asphyxie nach 209.
Thigmotaxis 150, 162, 220, 507.
Thulin, G. 285, 287, 288.
„Tidepools", *Echiniscoides* in 222.
Tiefenvorkommen auf dem Lande und im Wasser 258, 259.
Tiefergehen von *Batillipes* 151, 220, 259.
Tiergeographisches Urteil über Tardigraden 254.
Tierische Nahrung 144.
Tod bei Kälteversuchen, Ursache 198.
—, normaler 177.
Tönnchenform 178.
—, durch Entquellung aufrecht erhalten 205.
Topographie der Muskeln und Körnchenzonen 182.
Totale Furchung 111.
Tracheaten und Tardigraden 139.
Tragen der Eier 162, 486.
Transportmittel 259—262.
Transversalfalten am Urdarmdach 122.

Transversalintersegmentfurche 6.
„Trichter" 147.
trifilis, Echiniscus (s. str.) 375.
Trionychicum ursinum 274, 499.
Trochophora, somatische Platte 130.
Trockene Stellen, Vorkommen der Echiniscen 5, 186, 228.
Trockenliegen des *Echiniscoides* 202.
Trockenperiode, Eierproduktion nach 21.
Trockenstarre 178.
Trocknende Kälte, Verdunstungswirkung 198.
Tropen, Lückenhaftigkeit der Kenntnisse 247.
—, Tardigradenarmut 232.
Tropfbares Wasser in Cysten 211.
Tröpfchen in Trockenstadien 191.
truncatus, H. (*Calohypsibius*) 472.
—, *Microhypsibius* 472.
tuberculatus, H. (*Isohypsibius*) 476.
Turbanella hyalina 220.
tympanista, Echiniscus (s. str.) 354.

U

Überbefruchtung 109.
Ufermoose als Wohnraum 229.
Ulmer, G. 277.
Ultraviolettes Licht, Wirkung 152.
Ultraviolette Strahlen, Wirkung auf Tönnchen 200.
Umknickungen der Munddrüsen 176.
Umweltsbedingungen 228—239.
Umweltsgefahren, Gegenwirkung 223.
Unangreifbarkeit der Echiniscen für Nematoden 244.
undulatus, H. (*Isohypsibius*) 475.
Unipolare Nervenzellen 39.
Unterschiede in der Austrocknungsfähigkeit 203, 204.
—, biologische, zwischen Echiniscen und Eutardigraden 223.
Unterschlundganglien, Entwicklung 126.
Untersuchung, Eignung asphyktischer Tiere für 206.
— gesammelter Moose 262, 263.
Untersuchungstechnik 262—267.
Urdarm 117.
Urkeimzellen 120, 123.
ursellus, Macrobiotus 497.
ursinum, Trionychicum 499.
Ursprungsmodus der Muskulatur 66.
Ursprungsstufe der Eutardigraden 563.
Urwald, Bedingungen im tropischen 232.
Urzeugung 276, 279.
U. S. A., Forschungsstand 247.

V

Vakuolen der Krallendrüsen 34.
— in den Speicheldrüsen 81.
— in Speicherzellen 47.
— in den Speicherzellen der Cysten 215.
— im Zellplasma 177.
Vakuum, Tönnchen im 190.
Valenz, ökologische 217.
vancouverensis, H. (*Diphascon*) 533.
vanhoeffeni, Macrobiotus 415, 461.
Van't Hoffsche Regel 196.
Varga, L. 225.
Variabilität der Körpergröße 3, 4.
Vasa malpighii 88, 568.
— —, Entwicklung 129.
— —, Exkretion 149, 570.
Vegetabilische Nahrung 144.
velaminis, Echiniscus (s. str.) 361.
Ventilwirkung beim Saugakt 68.
Ventrale Längsmuskeln, Innervierung 41, 42.
— Mundöffnung 67.
Ventralkette der Ganglien 36.
— — —, Entwicklung 126.
Ventralseite, Einkrümmung beim Embryo 117.
—, stärkere Krümmungsmöglichkeit 52, 53.
Ventrolaterale Papillen von *Milnesium* 11 bis 12, 38, 44, 398, 546.
Verbreitung 246—262.
„Verbreitungsmittel", Eier als 160.
Verdauung 145, 146.
Verdunstung von Konstitutions- und Quellungswasser 198.
— und O_2-Abnahme 181.
Verdunstungsschutz 217.
Verfärbung beim Wiedererwachen 184.
—, violette sub mortem 178.
Verfestigung im Substrat 29, 166, 222.
Verflüssigung der Zellwände durch O_2-Entziehung 200.
Vergrößerung, für Aussuchen und Bestimmen benötigte 263.
Vereinigte Staaten von Nordamerika, Forschungsstand 247.
Verhaken von Krallen bei Bewegung 156.
Verletzungen, Leibeshöhlenflüssigkeit bei 175.

Vermehrung der Krallendrüsenzellen 34.
verrucosus, H. (*Calohypsibius*) 471.
—, *Macrobiotus tuberculatus* var. 477.
Verschmelzung der vierten Coelomsäckel 25.
Verschwemmung 259, 260.
Vertikale Verbreitung 257—259.
Verworn, M. 283.
Vesicula germinativa 103.
Vesiculae seminales 93.
victor, Pseudechiniscus 394.
Viertes Coelomsackpaar 123, 124.
Vikariierende Arten 254.
Violette Verfärbung sub mortem 178.
virgatus, Macrobiotus 427.
viridis, Echiniscus (s. str.) 322.
Vita minima 188, 199, 275, 276, 282.
Vitale Farbstoffe, Exkretion 148.
— — und Vasa malpighii 89.
Vitalfärbungen 265.
Vitalfärbung zur Altersbestimmung 177.
— mit Neutralrot 242.
vittatus, Macrobiotus forma 413.
Vögel, Transport durch 261.
Voigt, F. S. 288.
Volumenzunahme durch Wasseraufnahme 166.
Vorderdarm 67.
—, saure Reaktion 146.
Vorderdarmmuskulatur, Innervierung 42.
„Vordere" Augen 45.
Vorderkopf der Echiniscen 555.
Vorderkörper, Biegungsweise 64.
Vorderrandfalten der Platten 8.
Vorentwicklung 97.
„Vorleben" der Tiere bei Eintrocknungsversuchen 186.
Vorübergehende Encystierung nach Schädigung 216.

W

Wachstum und Ernährung 168.
— und Geschlechtsreife 392.
— und Krallenzahl 167.
— des Rumpfektoderms 117.
Wachstumszone im Ovar 101.
Wackeln der Kopforgane beim Fressen 145.
Wald der Tropen, Bedingungen im 232.
Waller, A. D. 199.
Wand des Mitteldarmes 85.
Wanderung der Richtungskörper 111.
Wandzellen der Gonade 93.
Wärmeeinwirkung auf lebenstätige Tardigraden 232, 233.
Wärmewirkung auf Cysten 211.
Wärmeversuche mit Tönnchen 194.
Wasser, anabiotische Tönnchen in 182.
—, Bedeutung als Umweltsbedingung 228.
—- und Landvorkommen derselben Species 230.
—- und Moosformen, Permeabilität der Cuticula 565.
—, O_2-Gehalt und Konzentration 181.
— als Transportmittel 259, 260.
—, tropfbares in Cysten 211.
— als unerläßliche Lebensbedingung 191.
Wasserabgabe bei der Eintrocknung 180.
— bei Encystierung 211.
Wasseraufnahme befeuchteter Tönnchen 182, 183.
— nach dem Schlüpfen 165.
— beim Verlassen der Cyste 216.
„Wasserbär" 270.
Wasserbewegung, Reaktionen auf 151.
Wasserformen, Austrocknungsfähigkeit 201—204, 566.
Wassergehalt des Eiweißes und Gerinnungstemperatur 195.
—, Schwankung des atmosphärischen 185, 189, 566.
Wasserhaushalt, Schwierigkeit der Regulierung 193.
Wasserregulationsvermögen, Beeinträchtigung 187.
—, Asphyxie als Störung des 207, 208.
Wasserstoff, Tönnchen in flüssigem 197.
Wasserstoffgas, Tönnchen in 190.
Weiden der Tardigraden 221.
v. Wenck, Wanda 284, 290.
wendti, Echiniscus (s. str.) 319.
wibbelti, Hypsibius 540.
Widerstand gegen Verschwemmung 260.
Widerstandsfähigkeit von *M. hufelandii* und *H. oberhaeuseri* 440.
— gegen Trockenheit, Artunterschiede 186, 187, 188, 201.
Wiederanfeuchtung der Tönnchen 183.
Wiederholtes Eintrocknen 185.
Wiesmann, R. 142.
Wind als Transportmittel 260, 261.
Winter, Auftreten der Moosformen 239.
„Winter-" und „Sommer"Eier 163.
Wohndichte 241—242.
Wohnpflanzen der Tardigraden 224.
Wohnraum der Tardigraden 217—228.
Wundverschluß, Fehlen 45, 175.
Wurzeln, Tardigraden an 225.

X

Xenomorphidae 276, 291.
Xerophile Arten 203.
— Tardigraden, Fehlen 228.

Z

Zahl der Chromosomen 98.
— der Eier 105.
— — —, größte 391, 492, 498.
— der Epidermiszellen, Konstanz 35.
— der ertragenen Austrocknungen 185.
— der Häutungen 170, 171.
— der Krallendrüsenzellen, Inkonstanz 35.
— der Magenzellen 300.
— der Species 291.
Zahlenbezeichnungen der Species, Synonymie der 331.
Zählung einer Population 256.
Zapfen der Cuticula, Muskelursprung 4, 66.
Zehen der Arthrotardigraden 23.
Zehenpapillen 25.
Zehenpapille, Ansatz der Eutardigradenkralle 27, 398.
Zehenzahl der Jungtiere 167.
Zeitpunkt des Wiedererwachens 184, 188.
Zelinka, C. 133.
Zellen, Lähmung in Asphyxie 208, 209.
Zellfolgen des Schlundkopfes 77.
Zellgrenzen der Keimblätter 117.
Zellkonstanz der Epidermis 13—17.
— bei Nematoden und Tardigraden 131.
— im Nervensystem, Fehlen der 39, 40.
— der Schlundkopfzellen 79.
— bei Speicherzellen von Jungtieren 46.
— der Vasa malpighii 89, 90.
— und Wundverschluß 175.
Zellpolster, rectale 87.
Zellvergrößerung und Wachstum 169.
Zellvermehrung bei den Krallendrüsen 34.
— und Wachstum 169.
Zellwände, Verflüssigung durch O_2-Entziehung 200.
Zentripetale Sehzellenfasern 45.
Zerstreute Verbreitung 255.
zetlandicus, Hypsibius (s. str.) 502.
Zipfel, orale bei *Milnesium* (Rostralpapillen) 11, 37, 44, 69, 398.
Zonen, granulierte der Epidermis 18, 182.
Zoologische Museen, Tardigradenpräparate in 254.
Zschokke, F. 259.
Züchtung und Haltung 267—270.
Zweikralligkeit junger Echiniscen 25, 166, 305.
Zwischenkrallenhaut 25.
Zwischenstufe zwischen *Oreella* und *Parechiniscus* 553.

Tafelerklärung

1 Hypsibius evelinae Marc., kurz vor der Defäkation.
2 Hypsibius oberhaeuseri (Doy.), adult, dorsal.
3 Milnesium tardigradum Doy., eben ausgewachsenes Exemplar.
4 Macrobiotus hufelandii C. A. S. Sch., jugendliches Exemplar, Mitteldarminhalt im Anfangsstadium der Verdauung.
5 Hypsibius convergens (Urb.), adult, Mitteldarminhalt im mittleren Stadium der Verdauung.
6 Echiniscus canadensis J. Murr., adult.
7 Hypsibius oberhaeuseri (Doy.), adult, ventral.
8 Echiniscus canadensis J. Murr., adult.
9 Hypsibius evelinae Marc., adult, mit kurz vorher aufgenommener Nahrung.
10 Gelege von *Hypsibius augusti* (J. Murr.), frisch abgelegt.
11 Echiniscus simba Marc., adult, kurz vor der Defäkation.
12 Hypsibius nodosus (J. Murr.), mit kurz vorher aufgenommener Nahrung.
13 Milnesium tardigradum Doy., adult, mit Alterspigment.
14 Hypsibius evelinae Marc., kurz nach der Defäkation.
15 Hypsibius nodosus (J. Murr.), kurz vor der Defäkation.
16 Echiniscus canadensis J. Murr., kurz nach der Defäkation.
17 Echiniscus viridis J. Murray. (Nach 96.)
18 Hypsibius dujardini (Doy.), mit blauen Mitteldarmzellen. (Nach 85.)

Außer Nr. 17 und 18 sind alle Tiere nach dem Leben im auffallenden Licht dargestellt; sie stammen aus günstigen Ernährungsverhältnissen, Hungertiere sind durchsichtiger. Vergrößerung etwa 75 : 1.

593 B86 BD 05 ABT 04 BUCH 03
BRONN H G DR H G BRONNS KLASSEN UND O

INSERT BOOK
MASTER CARD
FACE UP IN
FRONT SLOT
OF S.R. PUNCH

MASTER CARD

GLOBE 901144-0

UNIVERSITY OF ARIZONA
LIBRARY